АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVI

1

ЯНВАРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1961 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1,
Издательство Академии наук СССР,
Редакция «Ботанического журнала»

А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОРГАН ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ТОМ XLVI

ВЫПУСКИ 1—6



И З Д А Т Е Л Ь С Т В О   А К А Д Е М И И   Н А У К   С С С Р

МОСКВА 1961 ЛЕНИНГРАД

Подписано к печати 6/I 1961 г. М-07106. Бумага $70 \times 108^1/_{16}$. Бум. л. 5. Печ. л. 10 = 13.70 усл. печ. л. + 2 вкл. Уч. изд. л. 16.7. Тираж 3025. Заказ 905.

1-я тип. Издательства Академии наук СССР. Ленинград В-34, 9 линия, дом 12.

Г. М. Зозулин

СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

(Получено 25 XII 1959)

Нет необходимости доказывать теоретическое и практическое значение систематизации жизненных форм растений. До настоящего времени было предпринято много попыток создания классификаций и систем жизненных форм. Различные авторы, в разное время и с различных позиций подходили к систематизации жизненных форм растений, разрабатывая классификации с различной полнотой. Однако до настоящего времени нет более или менее общепризнанной системы жизненных форм. Поэтому необходимо продолжать работу с целью создания такой системы на основе обобщения накопленного материала.

Предлагаемая система жизненных форм высших растений разработана на основе наших многолетних исследований (с 1948 по 1959 г.) в центральной части лесостепи (в основном, в Курской, Воронежской, Сумской и Белгородской областях), посвященных взаимоотношениям растительных сообществ, историческому анализу растительного покрова, изучению подземных частей растительных сообществ и отдельных растений и пр.

При создании системы жизненных форм растений необходимо учитывать следующие принципиально важные положения.

1. Прежде всего важно уточнение понятия «жизненная форма». Как известно, устоявшегося определения этого понятия нет. Говоря о жизненных формах и выделяя их, разные авторы вкладывают в них различное содержание. Можно проследить целую гамму вошедших в литературу понятий, в пределах которой мы встречаемся с различным пониманием жизненной формы от акцентирования собственно «формы» (сугубо морфологические классификации ведущие начало со времен «основных» физиономических форм Гумбольдта [Humboldt, 1806]) до полного подчинения форм жизнедеятельности, когда они выделяются по продолжительности жизни, периодичности цветения или по отношению растений к условиям среды (жизненные формы «экологические типы» А. П. Шенникова, 1938) и т. д. Мы не будем приводить определения понятия «жизненная форма», дававшиеся различными авторами в прошлом, равно как и более новые определения В. В. Алехина (1944), А. П. Шенникова (1950), И. Г. Серебрякова (1954, 1955), Б. А. Быкова (1957) и др. Отметим только, что наиболее удачным является, по нашему мнению, определение М. В. Культиасова (1950), согласно которому жизненная форма — это «совокупность растений, сходных по их исторически сложившимся приспособлениям к условиям существования, с помощью которых эти растения утверждаются в жизни и размножаясь прогрессируют» (стр. 258). Жизненная форма не трактуется здесь как совокупность растений, сходных по общему облику (габитусу), что имеет место в других определениях. Классификация на этой основе едва ли осуществима, так как любая жизненная форма всегда состоит из большого количества кон-

кретных, весьма различных, по общему облику форм, объединяемых только сходством приспособлений к условиям существования.

Итак, следуя М. В. Культиасову, мы объединяем в одну жизненную форму различные в систематическом и морфологическом отношении виды растений, но сходные по исторически сложившимся основным приспособлениям к условиям существования.

2. При выделении жизненных форм растений необходим учет единства растительного организма и среды. Жизненные формы отражают приспособленность растения к среде, поэтому при их выделении необходим учет экологических условий, обусловивших их возникновение и существование. Связь жизненных форм со средой всегда учитывалась отечественными ботаниками, и, как отмечает А. П. Шенников (1950), экологи СССР в разработке этого вопроса идут своим путем — не от анализа формы вообще и не от климатического районирования или физиономических признаков, что неизбежно ведет к формализму, а от эколого-биологического изучения форм растительного покрова.

Необходимо, однако, учитывать, что жизненная форма растений, в ее конкретном морфологическом выражении, отличается относительной устойчивостью в изменяющихся условиях среды. Так, многие виды растений имеют обширные ареалы, охватывающие различные экологические условия (даже зонального порядка), жизненная же форма данного вида везде остается принципиально одинаковой.

Устойчивость внешних проявлений жизненной формы в различных экологических условиях может быть объяснена следующими причинами: а) биохимические и физиологические изменения растительного организма в новых условиях среды часто еще не достигают уровня, при котором количество переходит в новое качество, выражающееся во внешнем облике растений; б) в новом сообществе, куда попадает растение при расселении, оно может находить замещающие условия существования, создаваемые данным сообществом как фактором среды; в) как отметил Т. Д. Лысенко (1948): «Растительные организмы благодаря консерватизму своей наследственности из варьирующей, колеблющейся среды упорно и настойчиво избирают только то, что нужно для протекания тех или иных процессов» (стр. 377).

Поэтому при выделении жизненных форм растений необходимо учитывать, что всякая жизненная форма возникла под влиянием определенной среды, но не всякая среда изменяет в достаточно сильной степени определенную жизненную форму.

3. Каждый растительный организм в своем филогенезе претерпевал разнообразные приспособительные изменения, вследствие чего он представляет собой исторически сложившуюся, обусловленную внешними и внутренними факторами форму. Поэтому система жизненных форм должна быть *историко-генетической*, а единицы ее — трактоваться как исторические звенья сложного процесса морфогенеза.

Историко-генетические элементы имеются в ряде предложенных систем жизненных форм растений (например, у Высоцкого [1915], Казакевича [1921], Вильямса [1922], Лавренко [1935] и др.). Наиболее последовательная историко-генетическая система, основанная на едином ведущем признаке, была предложена И. Г. Серебряковым (1955).

Следует оговориться, что построенная по историко-генетическому принципу система жизненных форм все же не может быть названа филогенетической, как это считает, например, И. Г. Серебряков (1955). Филогенетической системой никакая система жизненных форм быть не может, так как в этом случае она обязательно должна будет совпасть с филогенетической системой растений. Тогда жизненными формами нужно будет называть виды, роды и другие категории филогенетической системы.

Если же принимать содержание жизненной формы в приведенном ранее смысле, то легко убедиться, что жизненные формы принципиально отличаются от видов. Виды возникали и множились благодаря дивергенции, а жизненные формы образовались из многих видов путем конвергенции. Филогенетическая система видов составляет цепь предков и потомков, а система жизненных форм нередко объединяет единицы, состоящие из многих, совершенно не родственных между собою групп. Эти неродственные группы связывает историческая общность условий среды, приведшая к относительному сходству их жизненно важных приспособлений.

Отдельные звенья системы жизненных форм отражают исторический процесс выработки эволюционно прогрессивных приспособлений к условиям существования; в этом смысле система жизненных форм должна быть историко-генетической.

При выделении жизненных форм необходимо понимать их как звенья историко-генетического ряда, но при создании историко-генетической системы жизненных форм нет необходимости учитывать филогенетические связи входящих в их состав видов, и родственные, близкие виды по своим приспособительным признакам могут принадлежать к разным жизненным формам.

4. Одним из основных принципов при выделении жизненных форм является учет фитоценотического окружения растительного организма. Вне фитоценоза, вне связи с другими растительными организмами невозможно представить становление и эволюцию жизненных форм. Так называемых «открытых» фитоценозов в природе обычно нет, и только относительно короткое время, доступная для заселения растениями площадь, может оставаться не полностью заселенной.

В большинстве известных нам классификаций и систем жизненных форм растений не учитываются или только частично учитываются условия, существующие в пределах растительного сообщества. Известные ценотипы Г. Н. Высоцкого (1915), Г. И. Поплавской (1924), В. Н. Сукачева (1926), Е. М. Лавренко (1940), Б. А. Быкова (1949) и других ботаников, весьма важные при анализе конкретных фитоценозов, являются относительными с точки зрения учения о жизненных формах, так как один и тот же вид (конкретная форма) в разных фитоценозах может выполнять роль эдификатора, доминанта, ассектатора и т. д. При выделении ценобиотических типов Г. Н. Высоцким (1906), В. Р. Вильямсом (1922), Л. Г. Раменским (1938) и другими были сделаны попытки использовать фитоценотические отношения для установления жизненных форм, но не была создана развернутая историко-генетическая система их.

Ценотипы в чистом виде не могут стать основой системы жизненных форм. Они имеют частное значение (применительно к целям фитоценологии), а жизненные формы — это конкретные, морфологически определенные, сходные по эколого-биологическим приспособлениям группы растений, роль которых в ценозе может быть очень различной. Ценотипы отражают роль вида в конкретных ценозах, в жизненной же форме выявляются исторически сложившиеся приспособления вида к жизни в ценозе, которые, однако, в том или ином конкретном случае могут оставаться нереализованными вследствие взаимовлияния растений. Для учета роли фитоценозов в происхождении жизненных форм важнее выделение ценобиотипов, в которые вкладывается определенное биологическое содержание.

При установлении различных звеньев системы жизненных форм с экологических позиций нельзя отрывать основные экологические факторы (свет, вода, температура, почва и т. д.) от фитоценоза. Конкретное растение, как правило, не может использовать факторы внешней среды в чистом виде и в полной мере; оно использует их только через посредство растительного сообщества, а следовательно только часть их, доступную ему;

растение ограничено в своих возможностях своими многочисленными соседями — другими растениями. Это обстоятельство является решающим при образовании новых жизненных форм.

Известна решающая роль взаимоотношений в фитоценозе для развития жизненных форм растений. Так, в одних и тех же почвенно-климатических условиях произрастают самые разнообразные жизненные формы, существование которых обусловлено условиями фитоценоза. При этом, конечно, нельзя упускать из виду, что сам фитоценоз обусловлен конкретной внешней средой, и влияние его на отдельное растение сказывается в наличии в нем определенной среды для каждого растения.

При систематизации жизненных форм нельзя ограничиваться выделением их по отношению к одному, хотя бы и ведущему фактору внешней среды (что, конечно, делают и будут делать в конкретных экологических работах), а необходимо учитывать совокупность факторов, действие которых на отдельное растение, как в фокусе, отражается в его приспособлениях к жизни в фитоценозе.

5. Историко-генетическая система жизненных форм должна быть построена на основе правильно выбранного *единого ведущего признака*, отражающего главный процесс развития, звеньями которого являются конкретные жизненные формы.

Многие системы жизненных форм построены на основе различных признаков (Drude, 1913; Алехин, 1944; Дохман, 1954; Шалыт, 1955; Быков, 1957, и др.). Имея ряд достоинств они не отражают, однако; исторического процесса преобразования жизненных форм в едином плане. Ближе к этому системы жизненных форм, основанные на едином ведущем признаке, хотя последний не всегда является всеобъемлющим и ведущим в процессе преобразования этих форм, а использование его не всегда бывает последовательным. Известная система Раункиера (Raunkiaer, 1905, 1934) основана на высоте расположения почек возобновления в неблагоприятные периоды года, система И. К. Пачоского (1916) базируется на размере потерь растением в эти же периоды, Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928) детализирует систему Раункиера, И. Г. Зоз (1956) удачно объединяет в одну систему ведущие признаки Раункиера и Пачоского и т. д. Очень интересна выдержанная в историко-генетическом плане система жизненных форм покрытосеменных растений И. Г. Серебрякова (1955). Ведущим структурно-биологическим признаком, определяющим и общий габитус растений, и основные направления их эволюции, автор считает длительность жизненного цикла главной и замещающих скелетных надземных осей растения.

Хотя перечисленные системы безусловно ценны и представляют собою различные этапы построения историко-генетической системы жизненных форм растений, но принять предложенные в них ведущие признаки за основу мы не считаем возможным. Характер потерь частей растения при перезимовке, изменение расположения почек возобновления и уменьшение длительности жизненного цикла главной оси при замещении ее боковыми побегами — несомненно важные звенья эволюции. Но они отражают только отдельные частные пути становления жизненных форм. В этих системах не отражена роль фитоценоза, не принимается во внимание подземная часть растений и т. д.

В предлагаемой нами системе жизненных форм высших растений в качестве ведущего процесса среди бесконечных преобразований жизненных форм, выражающегося в четких структурно-биологических признаках, рассматривается развитие приспособлений, обеспечивающих удержание растительной особью площади обитания и распространение по ней.

Каждый растительный организм, размножаясь, имеет тенденцию прочно обеспечить за собой место обитания и как можно шире распространиться.

В. И. Вернадский (1926) называет это «растеканием жизни, размножением». Для процветания вида каждая особь должна как можно прочнее закрепиться в условиях окружения другими растениями, сохранив за собой на возможно более длительный срок площадь обитания. В основных структурных приспособлениях, обеспечивающих удержание площади обитания особью, отражается весь комплекс внешней среды, преломляющийся через фитоценоз и воздействующий на растение. Более частными путями процесса выработки приспособлений для удержания особью площади обитания, при ухудшении климатических, почвенных и других условий, являются: изменение расположения почек возобновления, временные потери живых частей растительной особью, сокращение длительности жизненного цикла скелетных надземных осей и т. д.

6. Эффективность удержания площади обитания растительной особью тесно связана с характером приспособлений ее подземных частей. Это имеет особое значение для различных растений умеренных и высоких широт, а также для травянистых.

В умеренных и высоких широтах травянистые растения и образуемые ими сообщества (луга, степи, болота и т. д.) значительную часть года сохраняются только в виде подземных органов. Сезонный цикл развития таких растений и сообществ (по характеру использования площади) делится на период надземной и подземной жизни и период только подземной жизни, причем последняя является основой в оба периода. Это обстоятельство обусловливает особенно важное значение сохраняющихся в онтогенезе подземных частей, приспособленных для удержания растительной особью площади обитания, и позволяет положить именно эти приспособления в основу выделения жизненных форм травянистых растений. Поэтому мы считаем очень важными работы Г. Н. Высоцкого (1906, 1915), Л. И. Казакевича (1921), В. Р. Вильямса (1922), А. М. Дмитриева (1934), Е. М. Лавренко (1935), Л. Г. Раменского (1938) и других, посвященные установлению жизненных форм и биотипов растений на основе строения их подземных частей. Во многих системах жизненных форм, созданных на основе различных ведущих признаков, травянистые растения также подразделяются по форме корневых систем (Корсмо, 1933; Комаров, 1934; Дохман, 1954; Шалыт, 1955; Серебряков, 1954, 1955, и др.).

Особая важность преимущественного учета строения подземных частей для травянистых растений и фитоценозов при выделении жизненных форм обусловлена и тем, что масса подземных частей у них значительно превышает массу надземных частей, развивающихся периодически. Так, по нашим данным, в центральной части лесостепной зоны в период максимального развития надземных частей растений общий сырой вес их меньше общего сырого веса подземных органов (взятых только до глубины 20 см): в прямокостровой ассоциации в 1½ раза, в безостокостровой почти в 2 раза, в перистоковыльной почти в 2½ раза, в узколистномятликовой в 3½ раза и т. д. По данным Р. Х. Айдиняна (1954) для Каменной степи, на площади в 1 га на 1.9 т надземных частей трав приходится 4.5 т подземных частей. Обобщая многочисленные данные по лесостепной, степной, полупустынной и пустынной зонам, М. С. Шалыт (1949) отмечает, что везде на 1 г надземной массы приходится несколько граммов (или даже десятков граммов) корней.

Необходимо также учитывать, что в почве растение сильно ограничено в своих возможностях распространяться как в глубину, так и вширь. Максимально возможная концентрация живой материи в самом верхнем слое почвы в естественных травянистых сообществах создает буквально непроницаемый для большей части летних осадков барьер (см. данные у Герцыка, 1957). Влага перехватывается корнями растений, захватившими этот верхний слой. По нашим данным, в Центрально-Черноземном

заповеднике в лесных ассоциациях в верхнем слое (0—20 см) мощного чернозема содержится выше 60% всех живых подземных частей растений первого метрового слоя, а в степных ассоциациях — от 75 до 80%. Это близко к данным М. С. Шалыта (1950) для этого же района. Высокая концентрация подземных частей растений в самых верхних слоях почвы указывается и для других почв. Так. в подзолистых почвах смешанных лесов и лугов Московской области в слое 0—20—27 см сосредоточено 94% всех корней (Качинский, 1925), песчанистые светло-каштановые почвы степных сообществ в Ергенях в слое 0—25 см содержат 80% всех корней (Зворыкина, 1953) и т. д.

В травянистых сообществах успешно процветают и определяют их строй виды, укрепившиеся подземными частями в самых верхних почвенных слоях, где сосредоточено максимальное количество живых органов растений и где, вследствие этого, происходит наиболее напряженное соревнование за площадь обитания. В сообществах в различных экологических условиях вырабатываются разнообразные жизненные формы, приспособленные к эффективному использованию и удержанию пространства в верхних слоях почвы, а также дифференцируются формы, уходящие корнями в глубину к подземным водам. Это заставляет нас в системе жизненных форм травянистых растений делать акцент на установление звеньев, каждое из которых характеризуется сходством приспособлений, способствующих сохранению особями подземной площади обитания. Надземные приспособления растений, конечно, тоже имеют значение для сохранения площади обитания, но вспомогательное, так как для развития надземной части растение должно прежде всего укрепиться в земле; однако после такого закрепления надземные приспособления могут очень помочь данному виду в борьбе с другими видами и в укреплении своих подземных позиций.

В травянистых сообществах истинными победителями в борьбе за доминирование в общем оказались злаки и осоки, имеющие сравнительно слабо развитые листовые пластинки и вообще надземные части. но обладающие мощными подземными частями, а двудольные с их сильно развитыми надземными частями и крупными листовыми пластинками, но сравнительно менее совершенными подземными органами, стали в основном спутниками в таких сообществах.

Древесные и кустарниковые формы, обладающие более мощной и глубинной скелетной корневой системой, связаны с зонами и провинциями, характеризующимися большим увлажнением. Древесно-кустарниковые сообщества создают условия, где лимитирующим для отдельных видов фактором является не столько влага, сколько свет. Наиболее ярким примером этого являются тропические леса, где напряженное соревнование за площадь обитания переносится в верхние ярусы леса. Как ни важно в лесных сообществах захватить верхний слой почвы, еще важнее здесь иметь приспособления, позволяющие быстро вырваться вверх, уйти от затенения. Поэтому выделение жизненных форм среди деревьев и кустарников в основном должно производиться по особенностям скелетных надземных частей, которые в онтогенезе периодически не отмирают и обеспечивают сохранение особями площади обитания.

7. В естественных сообществах растительные организмы находятся в тесной взаимосвязи, и в ненарушенных условиях наблюдается предельная (возможная в данных условиях) насыщенность ими (особенно в подземном слое) площади обитания (или насыщенность их частями яруса или же определенного слоя в пространстве, занимаемом сообществом).

В связи с максимумом напряжения жизненной борьбы в верхнем слое почвы, попавшие сюда семенные зачатки в большинстве случаев погибают

на ранних стадиях развития всходов. По данным И. В. Каменецкой (1952), в Курских степях в течение первого лета погибает до 90% всех всходов, и оставшиеся в живых в большинстве случаев обречены на гибель, прозябая в приземном слое ряд лет. Сходные сведения для лугов имеются в работах С. П. Смелова (1947, 1951). В то же время вегетативные побеги успешно развиваются и гибнут редко. Стационарные опыты А. А. Гроссгейма и А. А. Колаковского (1932) на горных лугах Кавказа позволили им прийти к выводу, что вегетативные побеги многолетников по выходе их на дневную поверхность гибнут только в исключительных случаях, в то время как все всходы из семян погибают к концу весны.

Хорошо известна важная роль вегетативного восстановления (образование новых побегов при уничтожении надземных частей особи), вегетативного разрастания (образование столонов, корней и корневищ-отбегов и новых надземных побегов без потери связи с материнской особью) и вегетативного размножения для успешного процветания вида и удержания площади обитания особями. В подавляющем большинстве случаев в сообществах гумидных областей доминанты представлены видами, способными к вегетативному размножению и разрастанию; очень большое значение такие виды имеют и в сообществах аридных областей.

Характер вегетативного разрастания учитывался разными авторами в работах по жизненным формам растений (Казакевич, 1921; Корсмо, 1933; Wehsarg, 1935, и др.). Это совершенно необходимо для создания историко-генетической системы жизненных форм; однако характер вегетативного разрастания и размножения следует рассматривать, прежде всего, как определенный этап основного ведущего процесса — усложнения приспособлений для удержания особью площади обитания и распространения по ней.

8. Жизненные формы могут быть объединены по сходству приспособительных признаков в группы; эти группы, в свою очередь, можно объединить в подтипы, и, наконец, последние — в типы жизненных форм. Такое объединение и группировка жизненных форм, хотя и не может рассматриваться как их филогенетическая система, но отражает исторические пути и этапы их формирования, и в этом смысле ступени системы носят генетический характер.

Единый общий признак, принятый в нашей системе, — приспособления к удержанию особью площади обитания, в конкретных проявлениях очень многообразен. Высшие объединения — *типы жизненных форм растений* — охватывают формы с *принципиально сходными возможностями восстановления особи при уничтожении по какой-либо причине ее надземной части* (*общее вегетативное возобновление*). Различаемые в пределах типов подтипы отражают более частные приспособления к удержанию особью площади обитания. *В подтипы жизненных форм* объединяются формы *с принципиально сходными особенностями переживания растением неблагоприятных периодов года* (*периодичность развития*, *сохранение и вегетативное возобновление годичных побегов*). Подтипы состоят из *групп жизненных форм*, обладающих *сходными свойствами*, *обеспечивающими удержание площади обитания особью и ее разрастание по данной территории* (рост, вегетативное разрастание и размножение). И, наконец, основные единицы системы — *жизненные формы — состоят из совокупности растительных организмов, имеющих качественно сходные приспособления для удержания ими площади обитания и разрастания на данной территории.*

Ниже приводится система жизненных форм высших растений с подразделениями, соответствующими приведенным здесь определениям. Кратко эти подразделения системы были указаны нами ранее (Зозулин, 1958б).

Несколько замечаний более частного характера к предлагаемой нами системе жизненных форм.

Как историко-генетические звенья жизненные формы связаны между собою рядом переходов. Охватить эти переходные формы выделами в системе не представляется возможным, и такая попытка не оправдана, так как бесконечное число их затруднит или даже сделает невозможным пользование системой на практике. Признавая большое познавательное значение выявления путей развития жизненных форм путем установления промежуточных групп (например, в работе В. Н. Голубева, 1957), мы в своей системе отказались от такого дробления.

Жизненная форма является качественно особым звеном в цепи исторического развития, и многочисленные количественные изменения (промежуточного между разными формами характера) не выходят из ее рамок, пока они скачкообразно не перейдут в новое качество, в новую жизненную форму. В каждом конкретном случае при наличии промежуточных признаков необходимо установить качественные особенности общих приспособлений к удержанию площади обитания особью и отнести такое растение к соответствующей этим особенностям жизненной форме.

В силу этого же принципа мы отказались различать формы по количественным признакам (по различной глубине проникновения корней, по различной длине тех или иных органов и т. д.), так как это ведет к отвлеченным количественным классификациям. Но количественные показатели, характеризующие качественно новые приспособления, являются хорошим критерием для дифференциации жизненных форм. Так, мы вынуждены были отказаться от распространенных терминов «длинностержнекорневые» и «короткостержнекорневые», заменив их понятиями «глубокостержнекорневые» и «мелкостержнекорневые», характеризующими качественно различные формы.

С другой стороны, мы считали нужным придерживаться устоявшихся хороших терминов, отражающих то качество, то содержание, которое мы вкладывали в понятия о тех или иных конкретных жизненных формах.

Предлагая систему жизненных форм высших растений, мы рассматриваем ее как скелет, как основу для дальнейших дополнений. Прежде всего, систему, построенную на этих принципах, необходимо расширить, включив в нее и низшие растения. Нами мало разработан тип реддитивных жизненных форм, представленный в основном в тропических странах, не показано место в системе эпифитов, паразитов и других групп. Для древесных и кустарниковых форм, входящих в типы рестативных и ирруптивных жизненных форм, в системе отведено место в пределах подтипов и групп; характеристика же конкретных жизненных форм пока не разработана. Возможны значительные дополнения и в отношении травянистых жизненных форм в рестативном и ирруптивном типах.

После этих предварительных пояснений даем краткую характеристику нашей системы жизненных форм. Более подробные пояснения изложены нами ранее (Зозулин, 1959).

По возможностям восстановления особи при уничтожении по какой-либо причине ее надземной части (общее вегетативное возобновление) различаются следующие типы жизненных форм:

I — **реддитивные растения** (от лат. reddere — уступать) — многолетники не возобновляющиеся при уничтожении надземной части (практически не имеющие почек возобновления и спящих почек у оснований побегов); при уничтожении надземной части особь «уступает» площадь обитания другим особям;

II — **рестативные растения** (от лат. restare — оставаться, сопротивляться) — многолетники, возобновляющиеся с помощью спящих по-

чек или почек возобновления в случае уничтожения надземной части; особь, остающаяся после уничтожения ее надземных побегов, «сопротивляется» захвату площади другими особями;

III — **ируптивные растения** (от лат. irrumpere — вторгаться, захватывать) — многолетники, не только возобновляющиеся в случае уничтожения их надземной части, но и имеющие подземные или надземные побеги, функционирующие как органы вегетативного разрастания и размножения; особь, давая новые, связанные с материнскими побеги, расширяет площадь своего обитания, вторгается, «захватывает» площадь обитания других особей;

IV — **вагативные растения** (от лат. vagari — кочевать, блуждать) — однолетние или двусезонные виды, не удерживающие за отдельными особями площади обитания; размножаясь только семенами, они кочуют, «блуждают» по площади, прорастая на новых местах.

Выделенные типы жизненных форм носят исторический характер и имеют филоценогенетические особенности. Эволюционно наиболее древним является тип реддитивных форм. ставших очень разнообразными в областях без резких колебаний в течение года основных условий среды (тропические страны), а в наших широтах представленных небольшим количеством древесных и кустарниковых хвойных пород. Сюда относятся доминанты древних исторических свит растительности — таежной и боровой (эти и упоминаемые ниже исторические свиты выделены и обоснованы нами в предыдущих работах, — Зозулин, 1955, 1957, 1958а). В климатических условиях, характеризующихся резко различными по температуре или увлажнению сезонами года, возникли и получили преобладание растения рестативного типа; к ним у нас относятся основные доминанты аридной травянистой ковыльниковой свиты растительности и доминанты древесного яруса неморальной, бореально-ивняковой и частично березняковой свит. Эволюционно более молодыми и ценотически наиболее прогрессивными являются растения ируптивного типа — основные доминанты луговой исторической свиты и травянистые доминанты таежной, неморальной, березняковой и других свит. Как крайняя приспособительная форма, характерная для аридных областей, а в гумидных странах — для нарушенных местообитаний, рассматривается вагативный тип.

По характеру переживания растением неблагоприятных периодов года и признаку сохранения особью годичных побегов (в связи с удержанием ею площади обитания), в пределах **реддитивного типа** различаются подтипы: А) *постоянные вечнолистозеленые формы* с сохранящимися все время (в онотогенезе) надземными скелетными частями и «вечно» зелеными листьями с хорошо развитыми листовыми пластинками; сюда относятся многочисленные тропические формы — пальмы, вечнозеленые двудольные и т. д.; Б) *постоянные вечнохвойнозеленые формы*, сходные с предыдущими, но с хвоей; сюда относится большинство наших хвойных деревьев, не дающих поросли при уничтожении скелетной части стебля,— ели, пихты, сосны и др.; В) *постоянные листопадные формы*, в отличие от предыдущих периодически теряющие листья; здесь известны в основном виды с «летним» листопадом, обусловленным засушливым сезоном, они не дают поросли при уничтожении скелетной части стебля; таковы листопадные формы субтропических и сухих тропических областей; Г) *постоянные хвоепадные формы*, в отличие от предыдущих, теряющие хвою в зимний период года в связи с низкими температурами; сюда относятся лиственницы. Выделение отдельных жизненных форм и их групп в пределах реддитивного типа нами не произведено.

В пределах **рестативного типа** нами выделяются следующие подтипы: А) *постоянные вечнозеленые формы* с постоянно (в онтогенезе) сохраняющимися надземными скелетными частями и «вечно» зелеными листьями;

сюда относятся вегетативно возобновляющиеся после уничтожения ствола или стебля вечнозеленые древесные, кустарниковые и многолетние травянистые формы тропических и субтропических областей; группы жизненных форм нами не выделяются; Б) *постоянные летнелистопадные формы*, сходные с предыдущими, но теряющие листья вследствие засухи в «летний» период; древесные и кустарниковые формы субтропических и сухих тропических областей; В) *постоянные зимнелистопадные формы*, теряющие листья в зимнее время; здесь нами выделяются группы жизненных форм: деревенеющие стержнестволовые — древесные формы с длительным преобладанием в росте главной оси над боковыми побегами (большинство наших деревьев, способных к порослевому возобновлению — дубы, клены, липы, ильмовые, ясени и т. д.); деревенеющие многоосевые — кустарниковые формы с сокращенным жизненным циклом главной оси и с развитой системой боковых дочерних скелетных осей (многие наши кустарники — орешник, глог, шиповники, боярышники и т. д.); деревенеющие подушковидные — особые формы высокогорных районов; полудеревенеющие —полукустарники, частично (периодически) теряющие осевые части годичных побегов; это переходная группа от постоянных форм к периодическим; Г) *постоянные безлистные формы* — особая группа стеблевых суккулентов и других крайне засухоустойчивых форм; Д) *периодические формы*, характеризующиеся тем, что особи в течение годовых циклов периодически теряют надземные части, остаются на определенное время под землей и вновь возобновляют надземные части в следующем сезоне вегетации; это травянистые растения, деление которых на жизненные формы и их группы приводится ниже.

В **ируптивном типе** выделяются следующие подтипы жизненных форм: А) *постоянные вечнозеленые формы*, отличающиеся от соответствующего подтипа рестативных форм наличием побегов, функционирующих как органы вегетативного разрастания и размножения; в этот подтип входят тропические и субтропические формы и довольно многочисленные представители мелких кустарничков травянистого яруса хвойных и других лесов; в качестве отдельных групп выделяются: деревенеющие стержнестволовые — тропические и субтропические корнеотпрысковые деревья; деревенеющие многоосевые — такие же кустарники; полудеревенеющие многоосевые — мелкие кустарнички наших широт, деревенеющие оси и листья которых зимуют под снегом (брусника, клюква и др.); деревенеющие лазящие — лианы тропических и субтропических областей и другие группы; Б) *постоянные листопадные формы*, сходные с предыдущими, но теряющие листья в неблагоприятные периоды года; чаще всего распространены в умеренных и холодных широтах; из групп жизненных форм в этом подтипе нами выделены: деревенеющие стержнестволовые — корнеотпрысковые деревья с опадающими листьями (осина, яблоня Сиверса и др.); деревенеющие многоосевые — такие же кустарники (терн, вишня степная и др.); полудеревенеющие многоосевые — мелкие кустарнички наших широт, осевые побеги которых с опавшими листьями зимуют под снегом (черника, костяника и др.) и другие группы: В) *периодические формы* — многочисленные травянистые растения умеренных и холодных широт, с ежегодно отмирающими надземными частями и способные не только вегетативно возобновляться, но и вегетативно разрастаться и размножаться, значительно расширяя площадь обитания особи. Жизненные формы и группы жизненных форм приводятся ниже.

В типе вагативных форм нами выделяются один подтип (периодические формы) и две группы: прикрепляющиеся и плаваю-

щие. Среди прикрепляющихся различаются жизненные формы: озимые — жизнь особи продолжается два неполных сезона, односезонные — однолетние растения и эфемеры, у которых особь живет часть сезона вегетации. Продолжительность жизни рассматривается здесь с точки зрения особенностей сохранения площади обитания за особью.

Краткая характеристика жизненных форм и групп жизненных форм периодических подтипов рестативных и ируптивных растений приводится ниже. Примеры взяты из наших работ по корневым системам лесостепных травянистых растений.

Рестативный тип, *подтип — периодические жизненные формы*

1. Группа — удерживающиеся виды, особи которых удерживают занимаемую ими площадь, оставаясь на месте без существенного увеличения количества надземных побегов. Эта группа объединяет следующие жизненные формы:

а) Глубокостержнекорневые простые — растения, у которых стержневые корни, существенно не ветвясь, уходят на значительные глубины, используя горизонты грунтовых или капиллярно-подвешенных вод. Корни характеризуются рядом особых приспособлений, обеспечивающих сопротивление механическому сжатию, обычно утончение стержневого корня происходит постепенно. Примеры: *Nonnea pulla*, *Medicago falcata*, *Falcaria vulgaris*, *Bunias orientalis*, *Centaurea scabiosa*.

б) Глубокостержнекорневые ветвистые — также обладающие глубоко проникающим стержневым корнем, но от последнего, как правило, отходят многочисленные крупные боковые корни, позволяющие растению использовать почву не только на большую глубину, но и в значительном радиусе. Примеры: *Salvia nutans*, *Delphinium cuneatum*, *Onobrychis arenaria*, *Echium rubrum*, *Stachys recta*, *Lotus corniculatus*.

Примечание.[1] Глубокостержнекорневые формы связаны своим морфогенезом с аридными центрами и представлены в основном видами ковыльниковой исторической свиты растительности или видами южного варианта луговой свиты (по-видимому, производными от видов аридных свит). От мелкостержневых форм принципиально отличаются использованием влаги в подпочвенных слоях.

в) Мелкостержнекорневые простые растения, у которых стержневые корни почти не ветвятся и не уходят в глубину почвы, используя только ее гумусовый и переходные горизонты. Примеры: *Knautia arvensis*, *Salvia pratensis*, *Campanula bononiensis*, *Anthyllis polyphylla*, *Tragopogon orientalis*, *Salvia verticillata*, *Plantago lanceolata*, *Pl. media*.

г) Мелкостержнекорневые ветвистые — сходны с предыдущими, но имеют сильно разветвляющийся стержневой корень, позволяющий использовать почвенные запасы на значительном расстоянии от основания стебля. Примеры: *Jurinea arachnoidea*, *Potentilla heptaphylla*, *P. argentea*, *Silene cucubalus*, *Linum perenne*, *Trifolium pratense*, *Pulsatilla patens*, *Veronica prostrata*, *Thymus marschallianus*.

д) Мелкостержекорневые широко распростертые — сходны с предыдущими, но имеют хорошо выраженную способность образовывать в разных слоях почвы крупные корневые ответвления, отходящие почти под прямым углом от основного корня и простирающиеся на значительное расстояние вширь. Сам стержневой корень на некоторой глубине также идет косо, под углом или даже горизонтально (хотя препятствий к вертикальному росту в почве нет). Примеры: *Gentiana cruciata*, *Euphorbia virgata*.

---

[1] Здесь и далее примечания относятся к нескольким предыдущим формам.

Примечание. Мелкостержнекорневые формы связаны своим морфогенезом с гумидными странами и представлены главным образом видами луговой и березняковой исторических свит растительности. Корни их приурочены в основном к гумусовому горизонту почвы, но разные формы по-разному используют почвенные запасы.

е) Стержнекорневые с приповерхностным корнекругом — растения, обладающие способностью развивать в самом верхнем слое почвы тонкие боковые ответвления от стержневого корня, окружающие основание стебля и перехватывающие влагу верхнего слоя. Примеры: *Libanotis intermedia*, *Trifolium montanum*, *Carduus nutans*, *Heracleum sibiricum*.

ж) Пучковатокорневые простые — растения, у которых основной корень рано отмирает и его заменяют многочисленные придаточные корни, отходящие пучком (кистью) от основания надземного побега или от короткого вертикального корневища. Примеры: *Ranunculus polyanthemus*, *Epipactis latifolia*, *Valeriana rossica*, *Primula veris*.

з) Пучковатокорневые широко распростертые — подобны предыдущим, но их придаточные корни образуют широко простирающуюся систему, осваивающую значительную часть почвы по радиусу вокруг годичного побега. Примеры: *Betonica officinalis*, *Crepis sibirica*, *Veratrum nigrum*.

Примечание. К пучковатокорневым формам относится часть представителей кистекорневых растений разных авторов, а именно только те виды, у которых укороченные корневища не служат для медленного (из года в год) перемещения годичных побегов особи по площади. Пучковатокорневые формы являются первым этапом эволюции от стержнекорневых к сборной группе кистекорневых растений.

и) Клубненосные и луковичные — растения, имеющие подземные клубни или луковицы с отходящими от их базальной части или от оснований чешуй обычно тонкими корнями. Примеры: *Scilla sibirica*, *Gagea lutea*, некоторые виды *Allium*, *Gladiolus imbricatus*.

2. Группа — продвигающиеся виды, особи которых удерживают площадь обитания, медленно продвигаясь вперед, без существенного увеличения количества надземных побегов. В эту группу входят следующие жизненные формы:

а) Короткокорневищные простые — растения, имеющие короткое, более или менее горизонтально расположенное корневище с укороченными междоузлиями, неветвящееся или слабо ветвящееся, отмирающее с задней стороны и медленно нарастающее с передней; благодаря этому новые годовые побеги медленно продвигаются вперед по площади. Придаточные корни располагаются чаще всего в виде двускатной крыши или образуют неполный, односторонний пучок. Примеры: *Viola hirta*, *Polemonium coeruleum*, *Centaurea jacea*, *C. stenolepis*, *Agrimonia eupatoria*, *Thalictrum angustifolium*.

б) Массивнокорневищные простые — растения, обладающие хорошо выраженными массивными корневищами, служащими вместилищами запасных питательных веществ и органами, позволяющими этим растениям вытеснять и угнетать встречающиеся по пути подземные части других растений. Примеры: *Polygonatum officinale*, *Filipendula hexapetala*, *Phlomis tuberosa*, *Solidago virgaurea*, *Scrophularia nodosa*, *Asparagus officinalis*.

3. Группа — нарастающие виды, особи которых удерживают площадь, компактно нарастая вокруг начального побега и увеличивая количесто надземных побегов. Вегетативное разрастание особи приводит к медленному, «лобовому» вытеснению ею окружающих видов. Это наиболее прогрессивная группа рестативных растений в смысле использования среды и удержания особями площади обитания. Сюда входят следующие жизненные формы:

а) Плотнодерновинные — растения, нарастающие компактно, путем образования новых побегов, отходящих от узлов кущения непосредственно у основания старых побегов; в результате этого образуется плотная дерновина с тесно прижатыми друг к другу побегами. Примеры: *Stipa joannis*, *S. stenophylla*, *S. dasyphylla*, *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis*. Основные доминантные виды ковыльниковой свиты растительности относятся к плотнодерновинной форме. В гумидных областях — иные по генезису плотнодерновинные формы (*Deschampsia caespitosa*, *Nardus stricta* и др.); они характерны для мест с ухудшенными почвенными условиями (пониженная аэрация, кислотность, бедность питательными веществами).

б) Рыхлодерновинные — сходны с предыдущими, но побеги, отходя от узлов кущения, несколько отклоняются в стороны, в результате чего образуется рыхлая дерновина или куст, в которых побеги не прижаты тесно друг к другу. Примеры: *Phleum phleoides*, *Dactylis glomerata*, *Poa nemoralis*, *Arrhenatherum elatius*, *Helictotrichon schellianum*, *Veronica austriaca*, *Dracocephalum ruyshiana*, *Hieracium umbellatum*.

в) Дерновинные кольцевые — растения, нарастающие компактно, заметными концентрическими кругами или полукругами; наблюдается разделение общей дерновины на сложные отдельности из сближенных побегов, связанных между собою ветвящимися, корневищеобразными отбегами, отгнивающими с заднего конца. Вследствие этого дерновина становится в середине свободной от надземных побегов и превращается в совокупность обособившихся дочерних особей. Примеры: *Carex supina*, *C. montana*, *C. humilis*, *Calamagrostis arundinacea*.

Ирруптивный тип, *подтип — периодические жизненные формы*

1. Группа — расползающиеся виды, особи которых распространяются по площади на небольшие расстояния при увеличении количества надземных побегов. Перемещение не только обеспечивает сохранение особью площади обитания; оно сопровождается значительным увеличением числа надземных побегов вегетативно разросшихся особей и внедрением их на площади, занятые другими растениями. В эту группу объединяются следующие жизненные формы:

а) Короткокорневищные ветвистые — растения, обладающие короткими корневищами, но благодаря обильному ветвлению последних и образованию в узлах кущения целых групп новых корневищ образующие сложную систему взаимосвязанных особей. Примеры: *Veronica incana*, *Aster amellus*, *Lathyrus pisiformis*, *Leucanthemum vulgare*, *Campanula persicifolia*, *Origanum vulgare*, *Galium verum*, *G. boreale*, *Anthemis tinctoria*, *Clinopodium vulgare*, *Orobus vernus*.

б) Короткокорневищные дерновинковые — подобные предыдущим, но обладающие способностью, помимо более удлиненных корневищ-отбегов, образовывать на концах последних сближенные друг с другом надземные побеги. В общей сложности система взаимосвязанных особей образует подобие распадающихся на части рыхлых дерновинок. Пример: *Bromus riparius*.

Примечание. Короткокорневищные ветвящиеся формы ирруптивного типа представляют собою звенья перехода от реститивных к наиболее прогрессивным ирруптивным растениям — длиннокорневищным формам. В сообществах особи этой формы собраны обычно группками, не образуя обширных скоплений, а костер прямой, благодаря быстрому размножению и внедрению на уже занятые площади, является одним из наиболее распространенных доминантов на остепненных лугах и в луговых степях центральной части лесостепи.

в) Массивнокорневищные ветвистые — сходны с массивнокорневищными реститивными растениями, но благодаря ветвлению корневищ увеличиваю-

щие (часто значительно) число годовых побегов и образующие сложную систему взаимосвязанных особей. Массивнокорневищные формы, в отличие от описанных ниже «маневренных» корневищных растений, внедряются на занятую площадь и вытесняют другие виды, налегая на них корневищами. Примеры: *Potentilla alba*, *Centauera marschalliana*, *Sanguisorba officinalis*, *Geum rivale*, *Adonis vernalis*, *Clematis recta*, *Iris aphylla*.

г) Стержнекорневые корнеотпочковывающиеся — растения, имеющие стержневой корень, но активно распространяющиеся в почве при помощи корневых отпрысков, возникающих из придаточных почек на боковых, часто горизонтальных корнях. Примеры: *Arenaria micradenia*, *Campanula rapunculoides*, *Anthriscus silvestris*, *Helichrysum arenarium*.

д) Пучковатокорневые корнеотпочковывающиеся — сходны с предыдущими, но стержневой корень у них отсутствует и корневая система пучковатая. Пример: *Anemone silvestris*, возможно *Anthericum ramosum*.

е) Корневищные дернообразующие — особая форма, отличающаяся большим количеством корневищ, отходящих от каждого узла кущения, и чрезвычайным обилием тонких придаточных корней. Сложное клубкообразное сплетение корневищ и мелких корней создает характерную для этих растений подушку дерна в приповерхностном слое почвы. Примеры: *Galium mollugo*, *Tanacetum vulgare*, *Serratula inermis*, *Hypericum perforatum*, *Geranium sanguineum*, *Urtica dioica*, *Poa angustifolia*, *Milium effusum*.

2. Группа — перебрасывающиеся виды, особи которых перемещаются по площади без существенного увеличения количества надземных побегов. Такие растения, имея длинные корневища, активно перебрасывающие новые годичные побеги на значительное расстояние от старого, не образуют, как правило, системы сложных соединенных между собою особей, так как образование новых побегов сопровождается отмиранием узлов кущения и побегов прошлого года. К этой группе относится жизненная форма:

а) Длиннокорневищные неветвящиеся — растения с длинными корневищами-отбегами, обычно неветвящимися и отходящими из узлов по одному. Примеры: *Thalictrum minus*, *Th. simplex*, *Inula salicina*.

3. Группа — разбрасывающиеся виды, особи которых активно расселяются по площади, увеличивая количество надземных побегов. Расселение побегов по площади осуществляется с помощью плетей, столонов, длинных корневищ-отбегов, горизонтальных корней, дающих корневые отпрыски, и т. д. Обычно такие виды образуют сложную систему соединенных между собою особей; хорошо выражены вегетативное разрастание и размножение. В эту группу входят следующие жизненные формы:

а) Столонообразующие — растения, расселяющие по площади новые побеги путем образования плетей или длинных надземных столонов. Примеры: *Fragaria viridis*, *Fr. vesca*, *Glechoma hederacea*, *Hieracium pilosella*.

б) Длиннокорневищные поверхностные — растения, расселяющиеся посредством длинных корневищ, простирающихся прямо по поверхности почвы, под подстилкой. Примеры: *Asperula odorata*, *Stellaria holostea*, *Vicia sepium*, *Viola mirabilis*, *Asarum europaeum*.

в) Длиннокорневищные приповерхностные — подобны предыдущим, но корневища-отбеги располагаются в верхнем слое почвы (0.5—5 см). Примеры: *Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis*, *Mercurialis perennis*, *Galium rubioides*, *Carex pilosa*, *Brachypodium pinnatum*, *Bromus inermis*, *Inula hirta*, *Trifolium alpestre*, *T. medium*, *Coronilla varia*, *Achillea setacea*, *Stellaria graminea*.

г) Длиннокорневищные глубинные — подобны предыдущим, но с корневищами-отбегами, располагающимися в основном глубже 5—6 см. При-

меры: *Calamagrostis epigeios*, *Agropyrum intermedium*, *Vicia tenuifolia*, *Pteridium aquilinum*.

Примечание. Подразделение длиннокорневищных форм по глубине залегания корневищ отражает не только количественные различия между ними, но и качественно отличные приспособления к среде. Приповерхностные формы характерны для травянистого полога сомкнутых широколиственных лесов, где наблюдается предельная насыщенность верхних слоев почвы мелкими корнями деревьев; приповерхностные формы распространены в менее сомкнутых широколиственных лесах или одноярусных дубравах, в травянистом покрове березовых лесов, опушек, лугов и т. д. Глубинные формы свойственны боровым и отчасти степным видам, находящимся в условиях систематического пересыхания поверхностных слоев почвы. К длиннокорневищным жизненным формам относятся основные доминанты луговой исторической свиты растительности, а также доминанты травянистого яруса неморальной, боровой, таежной и березняковой свит.

д) Корнеотпрысковые — растения, обладающие горизонтально простирающимися под землей корнями, от которых отходят корневые отпрыски. Образуют сложную систему соединенных между собою особей. Эта форма особенно характерна для аридных стран, где эволюционно наиболее прогрессивные ирруптивные растения представлены не длиннокорневищными, а качественно сходными с ними корнеотпрысковыми растениями. Примеры: *Artemisia austriaca*, *Linaria vulgaris*, *Chamaenerium angustifolium*, *Cirsium arvense*.

Основные пути эволюции перечисленных здесь жизненных форм растений рассмотрены нами в другой работе (Зозулин, 1959).

В заключение приводим сводную систему жизненных форм высших растений.

СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

I тип — **реддитивные:**

- А подтип — *постоянные вечнолистозеленые*;
- Б подтип — *постоянные вечнохвойнозеленые*;
- В подтип — *постоянные листопадные*;
- Г подтип — *постоянные хвоепадные*.

II тип — **рестативные:**

- А подтип — *постоянные вечнозеленые*;
- Б подтип — *постоянные летнелистопадные*;
- В подтип — *постоянные зимнелистопадные* —
  - 1 группа — деревенеющие стержнестволовые,
  - 2 группа — деревенеющие многоосевые,
  - 3 группа — деревенеющие подушковидные,
  - 4 группа — полудеревенеющие;
- Г подтип — *постоянные безлистные*;
- Д подтип — *периодические* —
  - 1 группа — удерживающиеся —
    - а) глубокостержнекорневые простые,
    - б) глубокостержнекорневые ветвистые,
    - в) мелкостержнекорневые простые,

г) мелкостержнекорневые ветвистые,
д) мелкостержнекорневые широкораспростертые,
е) стержнекорневые с приповерхностным корнекругом,
ж) пучковатокорневые простые,
з) пучковатокорневые широкораспростертые,
и) клубненосные и луковичные,

2 группа — продвигающиеся —

а) короткокорневищные простые,
б) массивнокорневищные простые,

3 группа — нарастающие —

а) плотнодерновинные,
б) рыхлодерновинные,
в) дерновинные кольцевые.

III тип — **иррунтивные:**

А подтип — *постоянные вечнозеленые* —
1 группа — деревенеющие стержнестволовые,
2 группа — деревенеющие многоосевые,
3 группа — деревенеющие лазящие,
4 группа — полудеревенеющие многоосевые;
Б подтип — *постоянные листопадные* —
1 группа — деревенеющие стержнестволовые,
2 группа — деревенеющие многоосевые,
3 группа — полудеревенеющие многоосевые,
4 группа — деревенеющие лазящие;
В подтип — *периодические* —

1 группа — расползающиеся —

а) короткокорневищные ветвистые,
б) короткокорневищные дерновинковые,
в) массивнокорневищные ветвистые,
г) стержнекорневые корнеотпочковывающиеся,
д) пучковатокорневые корнеотпочковывающиеся,
е) корневищные дернообразующие;

2 группа — перебрасывающиеся —

а) длиннокорневищные неветвящиеся;

3 группа — разбрасывающиеся —

а) столонообразующие,
б) длиннокорневищные поверхностные,
в) длиннокорневищные приповерхностные,
г) длиннокорневищные глубинные,
д) корнеотпрысковые.

IV тип — **вагативные:**

А подтип — *периодические* —

1 группа — прикрепляющиеся —

а) озимые,
б) односезонные,
в) эфемеры;

2 группа — плавающие.

ЛИТЕРАТУРА

Айдинян Р. Х. (1954). Состав золы луговостепной растительности Каменной степи и его влияние на образование почвенных минеральных коллоидов. Почвовед., 1. — Алехин В. В. (1944). География растений. — Быков Б. А. (1949). Эдификаторы растительных формаций Советского Союза. Вестн. АН КазССР, 2. — Быков Б. А. (1957). Геоботаника. — Вернадский В. И. (1926). Биосфера. — Вильямс В. Р. (1922). Общее земледелие. Ч 2. Естественно-научные основы луговодства, или луговедение. — Высоцкий Г. Н. (1906). Почвенно-ботанические исследования в Тульских засеках. Тр. опытн. леснич., 4. — Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня. Тр. Бюро по прикл. бот., 8, 10—11. — Герцык В В. (1957). Некоторые данные о роли осадков вегетационного периода в пополнении запаса влаги в почве. Тр. Центр.-черноземн. госзаповедн., 4. — Голубев В. Н. (1957). Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений. Бот. журн., 7. — Гроссгейм А. А. и А. А. Колаковский. (1932). Опыт изучения всходов в естественной обстановке. Бот. сб. Азерб. гос. н.-и. инст., 1. — Дмитриев А. М. (1934). Луговое кормодобывание. В кн.: Дмитриев и Харченко. Кормодобывание. — Дохман Г. И. (1954). Материалы к изучению экологических типов растений северных и южных степей. Сб. «Доклад на совещании по стационарным геоботаническим исследованиям 22—25 декабря 1954 г.» — Зворыкина К. В. (1953). Фенология и подземные части основных растительных ассоциаций Ергеней. Тр. Комплексн. научн. экспед. по вопр. полезащ. лесоразвед., 11, 5. — Зоз И. Г. (1956). Биологические типы речнодолинного растительного комплекса р. Донца. Бот. журн., 8. — Зозулин Г. М. (1955). Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном госзаповеднике. Тр. Центр.-черноземн. госзаповедн., 3. — Зозулин Г. М. (1957). Исторические свиты растительности лесостепи Средне-Русской возвышенности. Тез. докл. 2-го Делегатск. съезда Всесоюзн. бот. общ. 9—15 мая 1957 г. — Зозулин Г. М. (1958а). О некоторых вопросах фитоценологии в связи с проблемой происхождения растительности северных степей. Бот. журн., 6. — Зозулин Г. М. (1958б). К вопросу о путях и направлении эволюции жизненных форм растений. Бюлл. МОИП, Отд. биолог., 6. — Зозулин Г. М. (1959). Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Средне-Русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. Тр. Центр.-Черноземн. госзаповедн., 5. — Казакевич Л. И. (1921). Материалы к биологии растений Юго-Востока России. I. Главнейшие типы вегетативного возобновления и размножения травянистых многолетников. Изв. Саратовск. обл. с.-х. опытн. ст., 3, 3—4. — Каменецкая И. В. (1952). Семенное возобновление растительности северной степи. Автореф. диссерт., БИН, Л. — Качинский Н. А. (1925). Корневая система в почвах подзолистого типа. Тр. Московск. обл. с.-х. опытн. ст., 7. — Комаров Н. Ф. (1934). Методика описания сорной растительности. Сов. бот., 3. — Корсмо Э. (1933). Сорные растения современного земледелия. — Культиасов М. В. (1950). Проблема становления жизненных форм у растений. Сб. «Проблемы ботаники», 1. — Лавренко Е. М. (1935). Новые наблюдения над корневой системой, экологией и хозяйственным значением псаммофитов Нижнеднепровских песков. Сб. «Проблемы растениеводческого освоения пустынь», 3. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. Сб. «Растительность СССР», 2. — Лысенко Т. Д. (1948). О наследственности и ее изменчивости. В кн.: Агробиология. — Пачоский И. К. (1916). Биологические особенности осота. Тр. Бюро по прикл. бот., 9, 1. — Поплавская Г. И. (1924). Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной заповедной степи Аскания-Нова. Журн. Русск. бот. общ., 9. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Серебряков И. Г. (1954). Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. Уч. зап. Московск. гор. пед. инст. им. В. П. Потемкина, 37. — Серебряков И. Г. (1955). Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП, Отд. биолог., 60, 3. — Смелов С. П. (1947). Биологические основы луговодства. —Смелов С. П. (1951). Сведения о биологии луговых трав. Сб. «Многолетние травы в луговопастбищных севооборотах».—Сукачев В. Н. (1926). Растительные сообщества. — Шалыт М. С. (1949). Подземная часть растительного покрова степной и пустынной зон и ее значение для процесса эрозии. Тр. юбил. сессии, посвящ. столетию со дня рожд. В. В. Докучаева. — Шалыт М. С. (1950). Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов, ч. 1. Тр. БИН АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), 6. — Шалыт М. С. (1955). Система жизненных форм степных растений. Уч. зап. Тадж. гос. унив., 6, 1. — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. Сб. «Растительность СССР», I. — Шенников А. П. (1950). Экология растений. — Braun-Blanquet J. (1928). Pflanzensoziologie.— Drude O. (1913). Die Ökologie der Pflanzen. — Humboldt A. (1806). Ideen zu einer Physiognomik der Gewachse. — Raunkiaer C. (1905). Types biologiques pour

la geographie botanique. Kgl. Dansk. Vidensk. Selskabs. Forhandl., 5. — R a u n k i a e r C. (1934). The life forms of plant and statistical plant geography. — W e h s a r g O. (1935). Wiesenkräuter.

Ростовский-на-Дону
государственный университет.

A SYSTEM OF LIFE FORMS OF HIGHER PLANTS

By G. M. Zozulin

SUMMARY

Life forms are defined as historical links comprising complexes of plant organisms having similar adaptations for the retention of the habitat area and for its expansion. The system of life forms of higher plants proposed by the author is based on this leading character that is considered to be the result of a historical process. In this system the life forms are classified into groups, subtypes and types of life forms. In distinguishing the latter the morphogenetic effect of the environment, in particular, of phytocoenosis, was taken into consideration. As regards herbage plants, particular attention was paid to the adaptations of their subterranean parts and to the expansion of the area occupied by a plant by means of vegetative growth.

Б. Н. Норин

ЧТО ТАКОЕ ЛЕСОТУНДРА?

С 7 рисунками

(Получено 12 V 1960)

Большое значение для оленеводства и охотничьего промысла — исконных основных занятий малых народностей Крайнего Севера СССР — имеет растительный покров лесотундры — области, располагающейся между тайгой и тундрой. Лесотундра привлекает внимание исследователей Крайнего Севера уже с прошлого столетия; но, несмотря на большое число работ, посвященных лесотундре, изученность ее до настоящего времени чрезвычайно слаба. Это объясняется прежде всего тем, что первоначально интерес к ней возник в связи с проблемами безлесия тундры и динамики границы леса (Шренк, 1854, 1855; Миддендорф, 1867; Kihlman, 1890; Танфильев, 1911; Поле, 1917, и др.), в силу чего изучению подвергались в большинстве случаев лишь крайние северные форпосты древесной растительности, а не вся полоса лесотундры. Эти проблемы актуальны и в наши дни, им и посвящен целый ряд работ последнего времени (Городков, 1929, 1935, 1937, 1946в; Толмачев, 1931; Тюлина, 1936, 1937; Сочава, 1940, 1950; Тихомиров, 1941б, 1953; Говорухин, 1947; Медведев, 1952; Андреев, 1954а, 1954б, и др.). Объяснение малой изученности лесотундры можно отчасти видеть и в том, что необходимость подъема культуры и благосостояния малых народностей Севера требует от научных учреждений Советского Союза исследований, способствующих упорядочению основной отрасли их хозяйства — оленеводства, и, прежде всего, кормовой базы его. Поэтому почти все работы по изучению лесотундры были односторонне направлены на чисто утилитарные цели — на учет кормовых запасов и площадей пастбищ, и установление режимов пастьбы и пастбищеобороты. Эта работа не закончена еще и в настоящее время, так как она требует усилий значительного числа работников и больших материальных затрат. Однако сейчас все более остро ощущается, что отсутствие более широкого научного подхода к изучению этих вопросов тормозит работу по инвентаризации кормовых запасов и пастбищ. Для хозяйственной классификации и типологии пастбищных угодий требуется классификация и типология всей растительности Советского Севера. Это в особенности относится к растительности лесотундры. Если даже существующие классификации растительного покрова тундры, которые более разработаны и которыми занималось много исследователей, требуют пересмотра целого ряда своих положений,[1] то в значительно большей степени такой пересмотр требуется по отношению к лесотундре.

[1] В частности, требуется пересмотр представлений об эдификаторном значении отдельных групп растений (мхов, кустарничков), что в первую очередь окажет влияние на вопросы классификации тундровой растительности. Необходимо уточнение понятия тундрового типа растительности; разграничение тундрового, полярно-пустынного и лесотундрового типов и т. д. Такая работа уже начата в последние годы В. Д. Александ-

Ограниченность сведений о лесотундровых растительных сообществах приводила к тому, что они отождествлялись или с лесными сообществами, или с тундровыми; классфикация их производилась как растительности лесной зоны (Городков, 1935; Сочава, 1956), или как тундровой растительности (Андреев, 1954а), несмотря на то что растительный покров лесотундры имеет свои особые черты строения, флористический состав, историю возникновения и развития, отличающие его и от лесного и от тундрового покровов. В полосе лесотундры, находящейся между двумя резко отличающимися зонами тайги и тундры, несомненно имеется очень много сходных черт с той и другой, что объясняется в значительной степени сложной динамикой этих зон в процессе их исторического становления, и что затушевывает специфичность лесотундры и позволяет толковать ее лишь как переходную полосу. И если выделение зон тундры и тайги общепризнано, то выделение особой лесотундровой зоны до сих пор вызывает разногласия.

Лесотундра большинством геоботаников и географов понимается как переходная полоса между зонами тундры и тайги и считается подзоной, причем отнесение ее к той или другой зоне основывается на различных принципах и иногда весьма субъективно. Одни авторы считают лесотундру подзоной тундры (Городков, 1916, 1935, 1946а, 1946б; Сочава, 1933а, 1933б, 1934; Самбук и Дедов, 1934; Берг, 1936; Лавренко, 1950; Говорухин — цитир. по Алехину, 1951; Тихомиров, 1953, 1955), другие — подзоной лесной зоны (Сочава, 1956). В. Н. Андреев (1932, 1935, 1954а) относит южную лесотундру к лесной зоне, а северную — к тундровой, считая, что редколесья и редины северной и южной лесотундры имеют принципиальные различия и принадлежат даже к разным типам растительности.

Такие разногласия в вопросе об отнесении лесотундры к той или другой зоне возникают потому, что, несмотря на специфический характер ее сообществ и ландшафтов и своеобразные взаимоотношения растений, многие исследователи отрицают существование особого лесотундрового типа растительности и рассматривают эту полосу как полосу простого контакта, где лесные и тундровые сообщества сменяют друг друга в пространстве, замещают друг друга по мере удаления от одной зоны и приближения к другой. Так, ряд авторов (Самбук и Дедов, 1934; Городков, 1935, 1938; Андреев, 1935, 1954а), признавая особенности лесотундры, резко отличающие ее и от леса и от тундры, благодаря своеобразному сочетанию лесных и тундровых элементов, тем не менее считают, что «лесотундра не может рассматриваться как особый тип растительности, а следовательно, и как самостоятельная зона» (Самбук и Дедов, 1934 : 42). Б. Н. Городков (1935 : 23) по поводу оригинальности лесотундровых сообществ пишет: «Было бы неправильным считать, что лесные острова, которые встречаются в лесотундре, суть отторженцы лесной зоны, как бы инородные, интразональные включения в зону тундр. Интразональных явлений в растительном покрове, особенно чувствительном к климатическим воздействиям, не существует, но всякая растительность, в том числе и лесотундры, имеет признаки, достаточно отличающие ее от растительности соседних зон и подзон. Поэтому, в отличие от лесной зоны, мы называем описываемые ассо-

---

ровой (1950, 1956, 1957). Очень многие вопросы классификации возможно будет решить только после проведения ряда работ в стационарных условиях (изучение биологии в широком смысле важнейших эдификаторов и др.). Для разработки классификации растительности Севера весьма важно также изучение комплексности растительного покрова, на что обращалось мало внимания, и структуры растительных сообществ Арктики и Субарктики (Тихомиров, 1956а). Последние вопросы в значительной степени упираются в неразработанность теоретических положений. Б. А. Тихомиров в своих программных статьях (1955, 1959) отмечает наиболее крупные проблемы, на разработку которых советские тундроведы должны обратить особое внимание.

циации тундровыми лесами, причисляя их, однако, к лесному типу растительности, а не к тундровому».

В большинстве случаев лесотундра выделяется как подзона только на основании ее ландшафтных особенностей, заключающихся в более или менее закономерном чередовании на территории «лесных» и «тундровых» участков. Поэтому В. Б. Сочава (1929), например, считает, что на северо-востоке Азии лесотундра как подзона вообще отсутствует, так как там существует довольно резкий переход от редколесий даурской лиственницы к безлесным группировкам, без характерного чередования их, типичного для севера европейской части СССР и Западной Сибири. В. Н. Андреев пишет, что «в геоботаническом отношении нет оснований выделять лесотундру в виде самостоятельной зоны. В ландшафтном отношении к лесотундре могут быть отнесены подзоны редколесной тундры и притундровой тайги» (1954а : 421).

Впервые о выделении лесотундры в ранг зоны высказался Ю. Д. Цинзерлинг (1932, 1935), считая, что сообщества редколесья и криволесья, занимающие на Кольском полуострове плакорные местообитания, являются особым лесотундровым типом растительности. При этом он не ограничивал зону лесотундры только Кольским полуостровом, а, относя к лесотундровым ценозам криволесье, редколесье и березовые кустарники, протягивал эту зону в северную Швецию, а также в районы к востоку от Белого моря — в Большеземельскую тундру и, предположительно, в Сибирь. Вслед за Цинзерлингом выделили зону лесотундры в Полярном Приуралье В. Н. Андреев, К. Н. Игошина и А. И. Лесков (1935). Они обосновали это выделение наличием в данной зоне особого редколесного типа растительности, имеющего оригинальные черты, а именно: «а) разреженность древесного яруса, причем разреженность не случайную, а результат закономерной связи древесной растительности и местообитания, б) наличие в тундровых напочвенных покровах ряда элементов, тундре несвойственных и являющихся выходцами из лесной зоны, в) сочетание ярусов напочвенно-тундрового, древесно-лесного и кустарникового, нигде не повторяющееся» (стр. 183). Позднее А. И. Лесков в очерке редколесий бассейна р. Полуя подчеркивал, что редколесья лесотундры представляют тип, отличный по фитоценотической структуре от лесного типа. «Редколесья, как тип ценозов с характерной структурой и взаимоотношением между ярусами, широкой полосой простираются вдоль северной окраины лесной зоны. Следовательно, они не есть явление местное, не есть явление временное. Это такой же зональный ландшафтный тип, как, например, лес, степь, тундра» (Лесков, 1940 : 275). Самостоятельным типом растительности считал северные редколесья А. П. Ильинский (1934, 1935, 1937), выделяя их как класс арктических редколесий Sporadodrymion arcticum. Лесотундру он обособляет как зону Drymocrimion с двумя подзонами — северной и южной. Н. И. Кузнецов (1916) также считал лесотундру зоной, но не обосновывал это выделение и при характеристике насаждений — редин и редколесий Енисейской лесотундры — часто называл их лесами, а наземный покров отождествлял с тундровым покровом. В то время как одни исследователи северо-востока Азии вообще не выделяют лесотундры на Дальнем Востоке (Сочава, 1929, 1956) или рассматривают ее как подзону в ограниченном районе (Городков, 1933), другие считают ее четко отграниченной зоной (Васьковский, 1950, 1958; Колесников, 1955, 1957), но с особыми чертами строения и состава, довольно резко отличающимися от особенностей европейской и западносибирской лесотундры. А. П. Васьковский (1958) в связи с этим даже вводит для зонального деления северо-востока Азии особые термины (тундролесье, инфратундра, ольхотундра, уремотундра и др.), что едва ли целесообразно. Б. П. Колесников (1955) называет лесотундровую зону Дальнего Востока лесокустарниковой.

А. И. Лесков (1947а, 1947б), который в понятие «лесотундра» вкладывал более широкое содержание, чем другие исследователи, называл эту зону (область) кустарниковой и делил ее на две полосы — лесо-кустарниковую (собственно лесотундра) и тундрово-кустарниковую. И. С. Лупинович (1947) близок в понимании лесотундры к Лескову и выделяет ее в виде очень широкой зоны на протяжении всего севера СССР. К признанию зоны

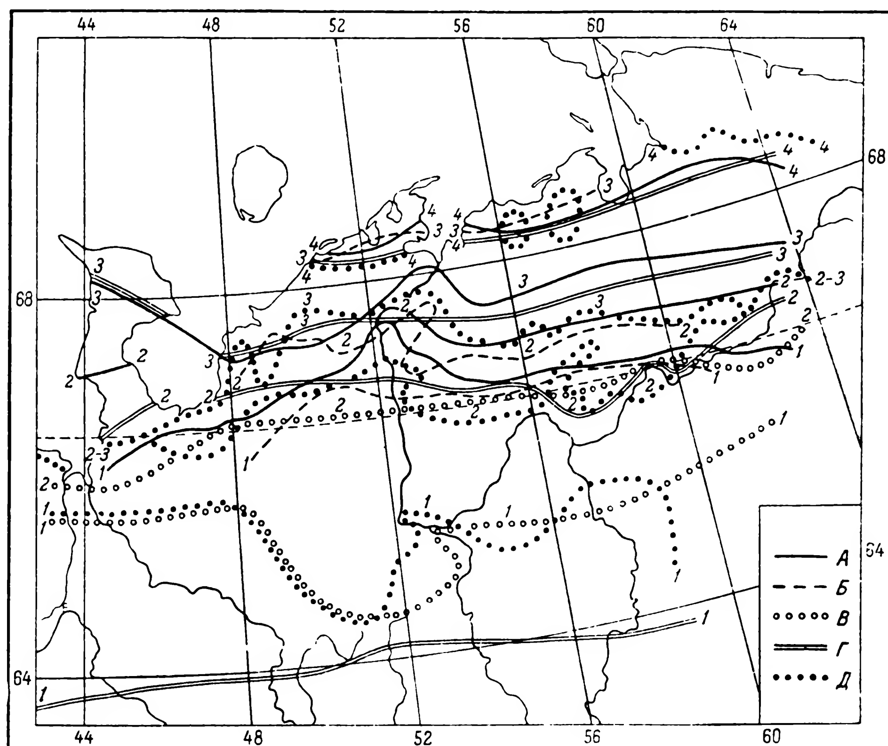


Рис. 1. Схема зональных делений растительного покрова северо-востока европейской части СССР.

А — по В. Н. Андрееву (1932): *1—2* — южная лесотундра; *2—3* — северная лесотундра; *3—4* — ерниковая подзона тундры. *Б* — по Ф. В. Самбуку и А. А. Дедову (1934): *1—2* — лесотундра; *2—3* — кустарниковая (ерниковая, ивняково-ерниковая) подзона тундры. *В* — по А. П. Шенникову (1940): *1—2* — предтундровая подзона таежной зоны. *Г* — по «Карте растительности европейской части СССР, м. 1 : 2 500 000» (1950): *1—2* — северная тайга; *2—3* — лесотундра; *3—4* — кустарниковые тундры. *Д* — по В. Н. Андрееву (1954а): *1—2* — подзона редкостойной тайги; *2—3* — подзона редколесной тундры; *3—4* — подзона южной тундры.

лесотундры склоняется в последнее время Б. А. Тихомиров (1956б). В. С. Говорухин (1940) также считает возможным рассматривать лесотундру как зону.

Из этого краткого обзора, прежде всего, видны различия в подходе разных авторов к объему самого понятия лесотундры и в принципах выделения этой полосы (см. таблицу). Если же сравнить зональные границы, проводимые на картах, то разноречивость в суждениях проявляется еще сильнее. Приведем для иллюстрации этого положения несколько карт зонального подразделения растительного покрова восточноевропейского Севера, как наиболее исследованного в геоботаническом отношении (рис. 1), Западной Сибири (рис. 2) и несколько схем, охватывающих бо́льшую часть территории севера Евразии (рис. 3, 4).

Схема зональных делений растительного покрова в области лесотундры

Регион	Источник	Зона тундры	Зона лесотундры	Лесная зона
СССР	Б. Н. Городков (1935)	Кустарниковые тундры	Северная лесотундра; Южная лесотундра	
СССР	Л. С. Берг (1936)	Типичная или кустарниковая тундра	Южная тундра; Лесотундра	
СССР	Карта растительности СССР м. 1 : 5 000 000 (1941)	Кустарниковые и пушицево-кочкарные тундры	Лесотундра; Редкостойная тайга	Северотаежная подзона
СССР	Геоботаническое районирование СССР (1947)	Тундрово-кустарниковая подзона	Лесо-кустарниковая подзона (лесотундра); Лишайниково-кустарниковая	Мохово-кустарниковая подзона
СССР	В. С. Говорухин (1951)	Кустарниковые тундры	Северная лесотундра; Южная лесотундра	
СССР	Карта растительности СССР м. 1:4 000 000 (1956)	Кустарниковые и кочкарные тундры	Предтундровые редколесья	Северотаёжные леса
Кольский п-ов	Ю. Д. Цинзерлинг (1932)	Типичная тундра	Южная тундра; Лесотундра	Северная тайга
Восточноевропейский Север	В. Н. Андреев (1932)	Ерниковая тундра	Северная лесотундра; Южная лесотундра	
Восточноевропейский Север	Ф. В. Самбук и А. А. Дедов (1934)	Кустарниковая тундра	Северная лесотундра; Южная лесотундра	
Восточноевропейский Север	А. П. Шенников (1940)		Предтундровая подзона	Северотаежная подзона
Восточноевропейский Север	Карта растительности европейской части СССР м. 1:2 500 000 (1950)	Кустарничковые или кустарниковые тундры	Лесотундра	Северная тайга
Восточноевропейский Север	В. Н. Андреев (1954а)	Южная тундра	Редколесная тундра; Притундровые редкостойные леса	Северная тайга
Полярное Предуралье	В. Н. Андреев, К. Н. Игошина, А. И. Лесков (1935)	Подзона мохово-ерниковых тундр и плоско-бугристых болот	Подзона мохово-ерниковых болотистых тундр и лиственничных редколесий; Подзона елово-лиственничных редколесий; Подзона смешанных редколесий и рямовых торфяников	
Север Западной Сибири	Б. Н. Городков (1916)	Типичная тундра	Лесотундра; Елово-лиственичная подзона	Кедрово-болотистая подзона
Север Западной Сибири	В. Б. Сочава, Т. И. Исаченко, А. Н. Лукичева (1953)		Северная лесотундра; Предтундровые редколесья	Северная тайга

Примечание. ═══ границы зон; ─── границы подзон; ········ зональные подразделения, по автору.

Если учитывать историю возникновения и становления лесотундровых формаций, их флористический состав и состав жизненных форм, структуру сообществ, то нужно прийти к выводу о необходимости выделения особого лесотундрового типа растительности, о специфичности лесотундры как широкого зонального пояса. Этот вывод подтверждается и многочислен-

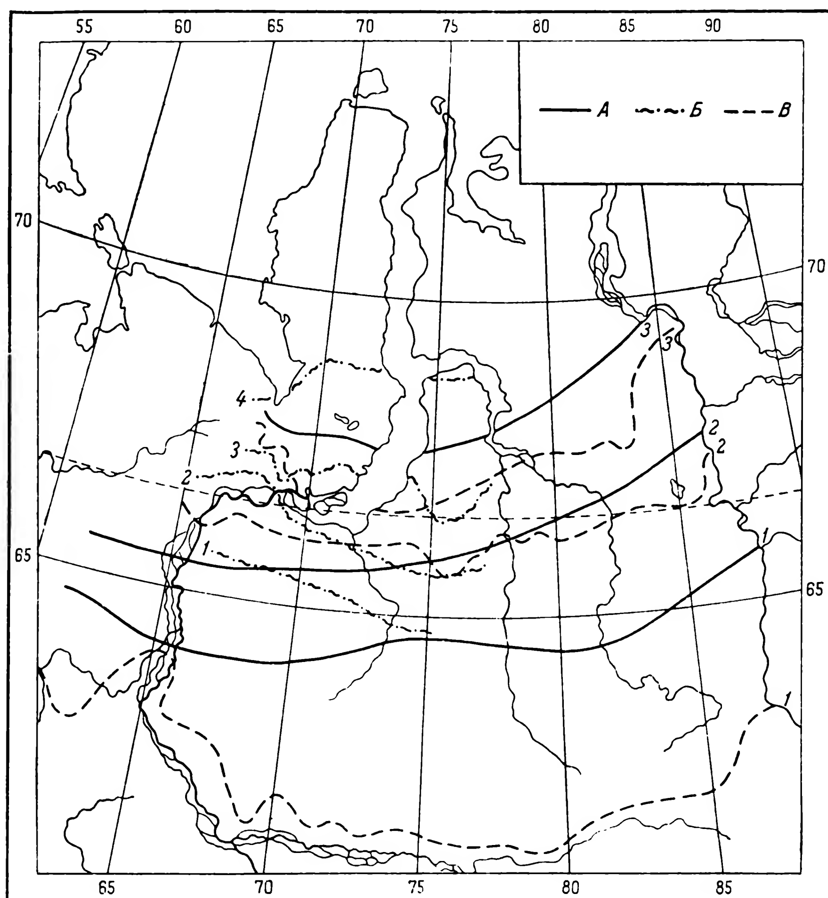


Рис. 2. Схема зональных делений растительного покрова севера Западной Сибири.

А — по Б. Н. Городкову (1916): *1—2* — елово-лиственичная подзона таежной зоны; *2—3* — лесотундра. *Б* — по В. Н. Андрееву (1938): *1—2* — подзона южной лесотундры; *2—3* — подзона северной лесотундры; *3—4* — подзона южной тундры. *В* — по В. Б. Сочаве, Т. И. Исаченко и А. Н. Лукичевой (1953): *1—2* — подзона северной тайги; *2—3* — подзона предтундровых редколесий.

ными данными климатологии для этого пояса, показатели которых также совершенно отчетливо отграничивают зону лесотундры от соседних зон тайги и тундры (субарктический климатический пояс, по Алисову, 1956; прибореальная подзона субполярной зоны, по Кайгородову, 1955; и т. д.). Трудно найти такое же подтверждение в данных почвоведения, так как почвы Арктики и Субарктики почвоведами почти не изучались. В существующих зональных делениях почвенного покрова (см., например, Иванова, Летунов и др., 1958 : 4) учитываются не столько особенности почв Севера, сколько «радиационные и термические условия и характер их влияния на... развитие растительности», т. е. исходные данные для

районирования северных территорий берутся из климатологии и геоботаники; поэтому почвенное районирование мы не можем использовать для геоботанического районирования.

Учет всех указанных выше данных приводит нас к выводу, что лесотундра как зона и лесотундровый тип растительности должны толковаться значительно шире, чем это принято в настоящее время (Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР, м. 1 : 4 000 000», 1956). Лесотундра — это зона, охватывающая не только полосу мозаичного чередования на территории участков редколесий и «тундр», но и значительные части полосы «кустарниковых тундр» к северу от нее и полосы «редкостойных лесов» к югу. К лесотундро-

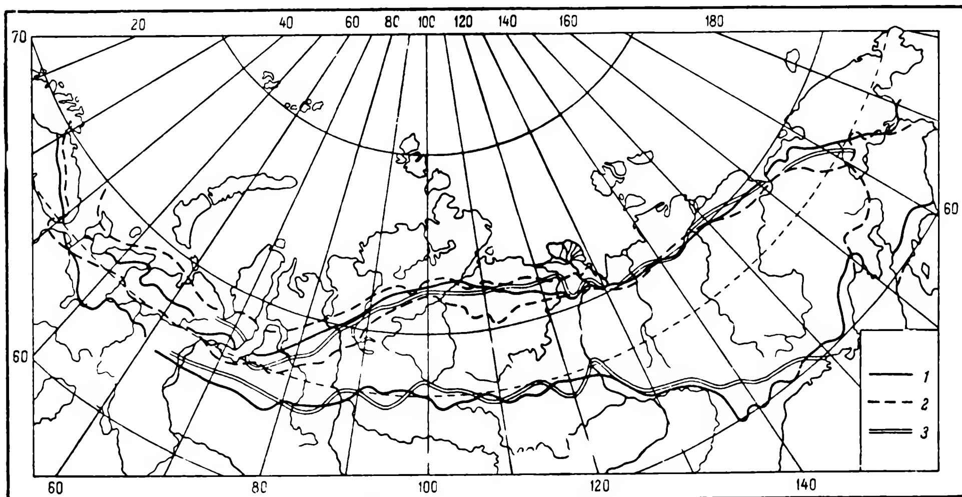


Рис. 3. Схема зональных делений растительного покрова севера СССР.

1 — границы зоны лесотундры по И. С. Лупиновичу (1947); *2* — границы кустарниковой (лесотундровой) области по А. И. Лескову (1947а, 1947б); *3* — границы зоны лесотундры и редкостойных лесов по Ю. П. Пармузину (1958).

вому типу растительности должны быть отнесены не только редколесья, редины и криволесья, как мы указывали ранее (Норин, 1957), но и некоторые типы кустарниковых «тундр».

Лесотундровый тип растительности начал, по-видимому, формироваться на грани третичного и четвертичного периодов или в начале последнего. Похолодание в северных частях Евразии в конце плиоцена вызвало деградацию остатков третичных лесов, прежде всего, на более возвышенных частях материка (Толмачев, 1943, 1954; Лавренко, 1951). На более высоких точках стала формироваться горная лесотундра и горная тундра. Последующее возрастание суровости климата в период непосредственно предшествующий ледниковому и в начале последнего неизбежно должно было вызвать дальнейшую перестройку таежного комплекса в лесотундровый в северных частях страны. Ряд флористических элементов третичных лесов приспособился к существованию на физиологически сухих, холодных местообитаниях и широко распространился на территориях, примыкавших к центрам оледенения, став доминантами и даже эдификаторами многих лесотундровых сообществ. Таковы вечнозеленые кустарнички типа *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, а также виды с опадающей листвой, например *Betula nana*, *B. exilis*, *Vaccinium uliginosum*, *Salix pulchra*. Ряд элементов спустился с высокогорий из горных тундр и редко-

лесий на равнины и так же широко распространился на них — это аркто-альпийцы *Dryas punctata*, *D. octopetala*, *Arctous alpina* и др. Такое приспособление и распространение многих третичных элементов особенно энергично и широко шло в плейстоцене, когда, по-видимому, на севере Азии происходило также формирование лиственничной тайги и лиственничных редколесий, наиболее отвечавших резко континентальным условиям, складывавшимся здесь во время оледенения (Герасимов и Марков, 1939; Толмачев, 1943). Лесотундра в равнинных условиях формировалась, в известной степени, обособленно от тайги, как за счет перехода элементов лесотундрового комплекса из высокогорных областей, так и за счет мигра-

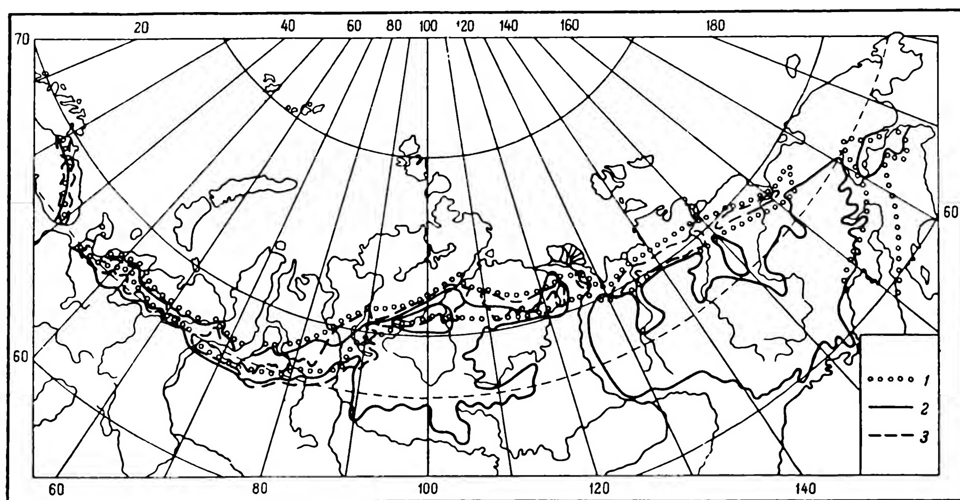


Рис. 4. Схема зональных делений растительного покрова севера СССР.

1 — границы лесотундры по Б. Н. Городкову (1935); *2* — границы лесотундры (с включением горной лесотундры, горных тундр и гольцов) по В. С. Говорухину (Алехин, 1951); *3* — границы лесотундры (предтундровых редколесий) по В. Б. Сочаве (Растительный покров СССР, 1956).

ций ряда видов и групп их из тайги и горных тундр, а также в результате видообразования, вызванного сильным охлаждением страны.

Неоднократное сплошное оледенение, охватившее значительную территорию европейской части нашей страны, оттесняло далеко на юг, даже до районов современной западной Украины (Герасимов и Марков, 1939), складывавшуюся лесотундру, обогащая ее бореальными, неморальными и, возможно, даже степными элементами. По мнению М. И. Нейштадта (1957), эта полоса господства растений, характерных для разных ландшафтных зон, была полосой лесостепной растительности. Однако, учитывая, что климат приледниковой полосы более соответствовал климату современной европейской лесотундры и то, что в состав островных (?) лесов наряду с березой входили ель, лиственница и сосна, достовернее предположение о существовании очень своеобразной лесотундры, а не лесостепи (ср. Городков, 1935, 1938, 1952; Герасимов и Марков, 1939, 1941).

В межледниковые периоды и в период, следовавший непосредственно за последним оледенением, полоса лесотундры, отодвигаясь за ледником, значительно расширялась; но по мере сдвига к северу она обеднялась в видовом отношении, теряя значительную часть южных элементов и приобретая только небольшое число арктических и аркто-альпийских, существовавших в перигляциальной зоне. Поэтому целый ряд субарктических (гипоарктических — Толмачев, 1932) видов, упоминавшихся нами уже

ранее, довольно широко распространенных в холодных и избыточно увлажненных местообитаниях современной таежной зоны, с наибольшей вероятностью может считаться здесь лишь реликтом ледниковой эпохи (ср.: Лавренко, 1938). Гипоарктики исторически возникали как типичные лесотундровые растения, и только их широкая экологическая амплитуда позволяет им в настоящее время существовать иногда далеко за пределами лесотундры, куда они проникли во время больших сдвигов растительных зон как во время ледникового периода, так и в голоцене.

В Восточной Сибири формирование лесотундровых формаций, в связи с тем, что ледниковый покров не был сплошным и существовали значительные пространства, не испытавшие оледенения (Колосов, 1947; Сакс, 1948), протекало иначе. Континентализация климата, повсеместное развитие вечной мерзлоты грунтов, содействовавшие смене темнохвойных группировок светлохвойными лиственничными, также наложили свой отпечаток на становление лесотундры. Во многих местах Центральной и Восточной Сибири лесотундровые формации, возникнув на данной территории, уже не сменялись другими типами растительности, почему структура лиственничной лесотундры этих районов может считаться наиболее типичной. В частности, то мозаичное чередование редколесий и тундровых участков, которое характерно для европейской и, частично, для западносибирской лесотундры и которое считается классическим ее признаком, скорее является лишь показателем ее несформированности на данной территории. Районами древнего автохтонного развития лесотундровых группировок, вероятно, являются северо-восточные части Средне-Сибирского плоскогорья и ряд районов в Верхоянско-Колымской горной стране. В связи с гористым рельефом Сибири и образованием островных ледниковых покровов даже в северо-восточном Забайкалье формирование лесотундры происходило в очень широкой полосе и в значительной степени за счет аркто-альпийских элементов. Этому содействовала также специфика биологии и экологии лиственницы, образующей на мерзлых грунтах разреженные и сильно осветленные насаждения, под пологом которых свободно развивались гипоарктические кустарники и кустарнички, а также светолюбивые арктоальпийцы. При послеледниковом потеплении климата полоса лесотундры значительно сдвинулась к северу, однако некоторые гипоарктики и в настоящее время широко распространены на многих местообитаниях в Забайкалье, в бассейне Амура и в большинстве горных поднятий юга Сибири.

Окончательное формирование современной лесотундры произошло уже в послеледниковый период одновременно со становлением современных хвойной тайги и тундры (Герасимов, 1951). Неоднократное изменение климатических условий в голоцене приводило к сдвигам растительных зон. Особенно значительное продвижение древесной растительности к северу произошло в среднем голоцене (Тихомиров, 1941а; Нейштадт, 1957), когда лесотундровые формации обогатились целым рядом бореальных видов. В настоящее время, как это доказывается многими исследователями (Тюлина, 1936, 1937; Тихомиров, 1941б, 1953; Андреев, 1954а, 1954б) древесная растительность вновь наступает на тундру, причем это продвижение, вероятно, наиболее характерно для тех районов, где к северу (а на северо-востоке Азии и к востоку) от лесотундровых редколесий располагаются формации гипоарктических кустарников. Мы сомневаемся, что эти формации следует относить к тундровым типам растительности. Это не тундра, так как исторически и экологически кустарниковые сообщества севера связаны с древесными ценозами, и только временно в кустарниковой подзоне еще отсутствуют деревья. Широкая полоса гипоарктических кустарников, располагающаяся к северу от лесотундровых редколесий (так называемая кустарниковая подзона южной тундры), должна рассматри-

ваться как часть лесотундры, как переходная подзона между зонами лесотундры и тундры.

Собственно лесотундровым типом растительности являются северные редколесья. Они не могут быть названы лесами в силу большой разреженности деревьев и значительного участия в их сложении тундровых элементов, но и не являются тундрами, так как вследствие сомкнутости корневых систем деревья играют в них эдификаторную роль. Лесотундровый тип растительности — редколесья, редины, криволесья — лишь в некоторых районах является преобладающим по площади. Более широкому распространению его на плакорах препятствуют эдафические условия (заболачивание), в связи с чем наибольшие площади в лесотундре заняты интразональным «типом» — болотами.

Специфичность лесотундрового типа растительности проявляется как в особой структуре сообществ, так и в определенном наборе жизненных форм и своеобразном сочетании флористических элементов.

Наиболее характерным признаком лесотундрового типа растительности является такая комплексность и мозаичность растительного покрова, при которых «тундровые» и «лесные» структурные элементы проникают друг в друга, налагаются друг на друга, что ведет к перестройке взаимоотношений внутри сообществ и изменению этих элементов, к возникновению принципиально новых структур. Развитию комплексности растительного покрова содействуют разреженность древесного полога, слабое развитие крон деревьев, а также резкие микроклиматические и микроэдафические различия соседних участков. Нижние ярусы редколесий и, особенно, редин очень часто физиономически почти не отличаются от тундровых безлесных сообществ, в связи с чем многие исследователи не признают принципиальных различий между лесотундровыми и тундровыми сообществами и отрицают эдификаторную роль древесного яруса в редколесьях. Большое сходство редколесий и тундр объясняется специфичностью взаимоотношений древесных пород и остальных ярусов лесотундровых сообществ, а также тем, что тундры и редколесья физиономически в значительной степени определяются ярусом мхов и лишайников, состав которых остается почти неизменным при небольших изменениях условий местообитания. Влияние древесных пород на другие растения редколесий осуществляется в основном через деятельность корневых систем. Наблюдения показывают, что даже при сильной разреженности деревьев в редколесьях их корневые системы оказываются сомкнутыми, так как распространяются в радиусе десятков метров от стволов (Городков, 1946б, 1952; Тыртиков, 1951, 1954; Говорухин, 1952, 1956; Дадыкин, 1952). Такое распространение корней вызывается чрезвычайной маломощностью и низким плодородием почв лесотундры (которые в свою очередь являются следствием общих природных условий и, в частности, близко залегающей вечной мерзлоты), так что основные доступные запасы элементов питания содержатся в самых верхних горизонтах почвы. Деятельность корневых систем древесных пород в этом маломощном слое оказывает большое влияние на водный и питательный режимы почвы. Но в связи с тем, что в напочвенном покрове редколесий, как и в тундре, большую роль играют и физиономически его определяют мхи и лишайники, сравнительно мало чувствительные к вариациям почвенных условий, изменение режимов почв корневыми системами древесных пород очень мало влияет на флористический состав и структуру сообществ. Поэтому сравнение редколесий с тундрами приводит некоторых исследователей к заключению о потере древесным ярусом в лесотундре эдификаторной роли. Однако изменение водного и питательного режимов почв корневыми системами древесных пород оказывает большое влияние на жизненные отправления растений других ярусов. Своеобразие структуры и флористического состава редколесий и лесных

островов («оазисов») и довольно резкие отличия их от соседних участков тундры отмечаются всеми исследователями. Древесные породы сохраняют в значительной мере свою эдификаторную роль даже на крайних северных пределах редколесий.

В 1959 г. нами с целью изучения структур (особенно мозаичности и комплексности) сообществ с участием древесных пород были описаны и зарисованы небольшие площадки (20×20 м) в южной и средней тайге, а также в лесотундре европейской части СССР. Для облегчения сравнения структур участки везде были выбраны в пределах одного из наиболее распространенных типов ельников, в ельниках-черничниках (это название с большим трудом можно применить к лесотундровому участку). При выборе мест описаний мы, прежде всего, стремились к типичности площадок для данной подзоны (в южной и средней тайге участки были взяты на постоянных пробных площадях, заложенных сотрудниками Института леса АН СССР). Сравнение структур данного типа показывает, насколько он неоднороден в разных подзонах. Прежде всего ясно видна различная степень участия мхов в сложении покрова.

В южнотаежных ельниках-черничниках (рис. 5) слабо развитые зеленые мхи (*Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*) не играют почти никакой ценозообразующей роли и распространены лишь на приствольных повышениях и выпирающих из почвы мощных основаниях корней ели. Большее значение на некоторых участках имеют сфагновые мхи, развивающиеся плотными куртинами по западинам микрорельефа. Такие пятна сфагнов весьма характерны для ельников-черничников как южной, так и средней тайги, занимая иногда до 10% площади и создавая бросающуюся в глаза мозаику покрова. Но маломощный слой сфаговых мхов не оказывает заметного влияния на распределение растений травяно-кустарничкового яруса. Во всяком случае, создающаяся сфагнами мозаика травяно-кустарничкового покрова совершенно маскируется сложной мозаикой, вызываемой другими факторами. Синузии мхов южнотаежных ельников-черничников чрезвычайно просты по своей структуре. Просты также структуры синузий травяно-кустарничкового яруса, несмотря на их очень пеструю мозаику, так как мощный доминант этого яруса *Vaccinium myrtillus* почти равномерно распространен по всей площади.

Еще проще структура нижних ярусов ельника-черничника в средней тайге (рис. 6). Бедный видовой состав цветковых растений и сплошной ярус довольно сильно развитых зеленых мхов создают большую равномерность покрова. Абсолютно преобладает одна синузия III порядка: Vaccinium myrtillus — Pleurozium schreberi+Hylocomium splendens. Развивающиеся в западинах *Polytrichum commune*, *Dicranum* sp. и сфагновые мхи создают зачатки той чрезвычайно сложной мозаичности и комплексности, какая существует в лесотундровых сообществах Myrtillus-типа.

В большинстве случаев при описании лесотундровых сообществ очень трудно решить, с чем имеешь дело, с микрокомплексностью или мозаичностью. Исходя из определений В. Н. Сукачева (1957) и Е. М. Лавренко (1952) казалось бы, что в описываемом случае (рис. 7) мы имеем дело с типичной мозаичной ассоциацией, где одно из господствующих растений — ель воздействует через смыкающиеся корневые системы на все растения данного сообщества. Отсюда следует, что принципиальной разницы в структуре среднетаежного ельника-черничника и лесотундрового воронично-черничного елового редколесья нет; отличаются они только большей или меньшей степенью развития мозаичного покрова и строением древесного яруса.

Но внимательное рассмотрение строения редколесья приводит к выводу, что в этом сообществе нет той тесной связи и взаимообусловленности, какая должна существовать между растениями одного фитоценоза. Кустар-

ничковый ярус, действительно, довольно сильно нивелирован, что мы связываем с выравнивающим воздействием сильно распластанных смыкаю-

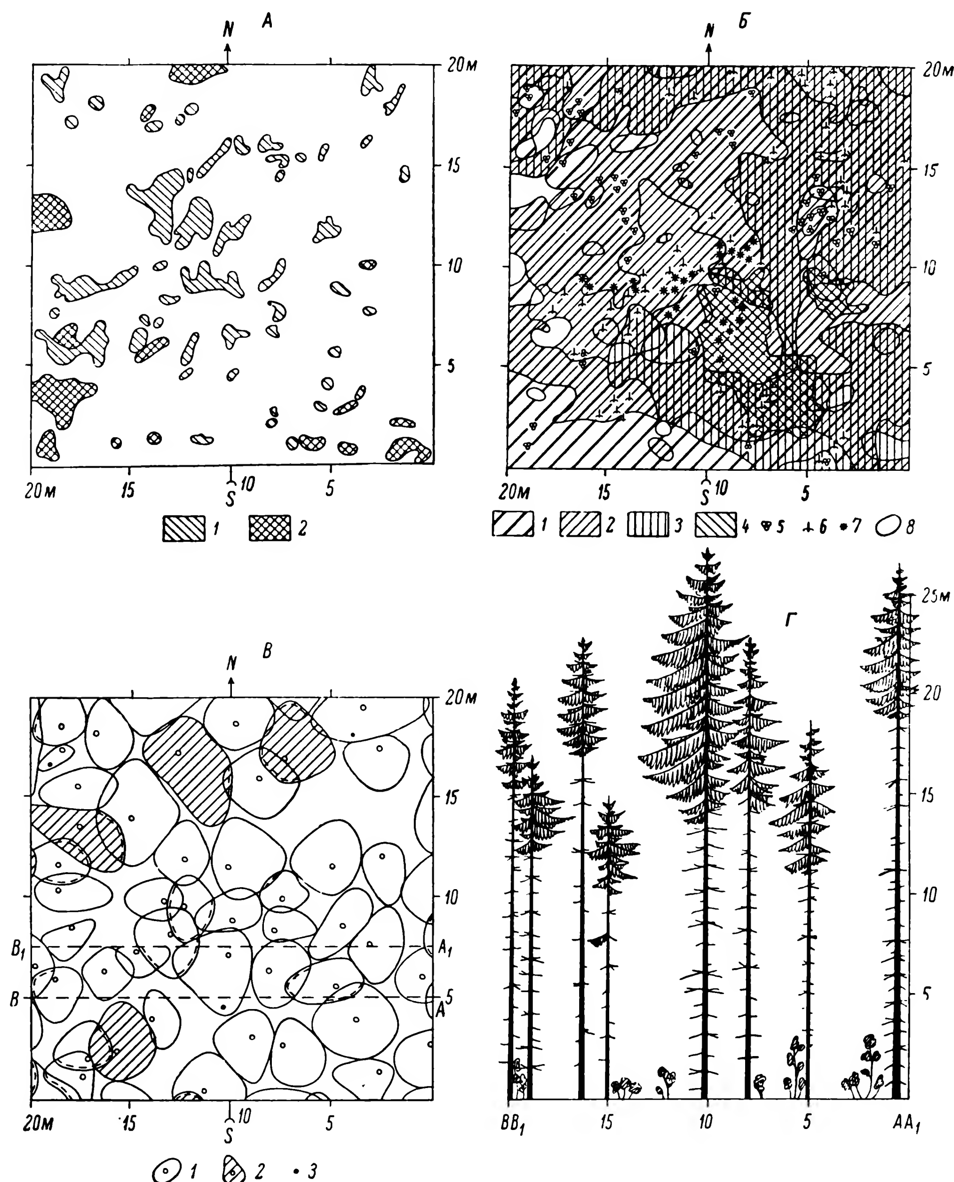


Рис. 5. Структура южнотаежного ельника-черничника (Рыбинский лесхоз, Шекснинское лесничество, Нахтинская дача, кв. 66. Возраст 100 лет, подлесок — рябина, состав 9Е1Б).

А — моховой покров: *1* — Pleurozium schreberi+Hylocomium splendens; *2* — *Sphagnum girgensohnii*. *Б* — травяно-кустарничковый покров: *1* — *Vaccinium myrtillus*; *2* — *Oxalis acetosella*; *3* — *Majanthemum bifolium*; *4* — *Linnaea borealis*; *5* — *Vaccinium vitis-idaea*; *6* — *Dryopteris linneana*; *7* — *Trientalis europaea*; *8* — участки, где нет растений травяно-кустарничкового яруса. *В* — проекции крон и положение стволов: *1* — ели; *2* — березы; *3* — пней и отмерших стволов ели. *Г* — вертикальная проекция древесного яруса. (Зарисовка Б. Н. Норина и В. В. Петровского, 3 VI 1959).

щихся корневых систем редко стоящих деревьев ели. Неравномерность распределения кустов *Betula nana* также зависит от деятельности корневых систем ели (березка отсутствует вблизи деревьев ели, развиваясь наиболее сильно в больших прогалах между ними). Горизонтальное же расчленение

синузий лишайниково-мохового яруса почти совершенно не связано с распределением растений верхних ярусов. При этом наблюдается совершенно закономерное чередование синузий (или микрогруппировок) микрозападин из Sphagnum acutifolium+Sph. russowii (с небольшой примесью *Polytri-*

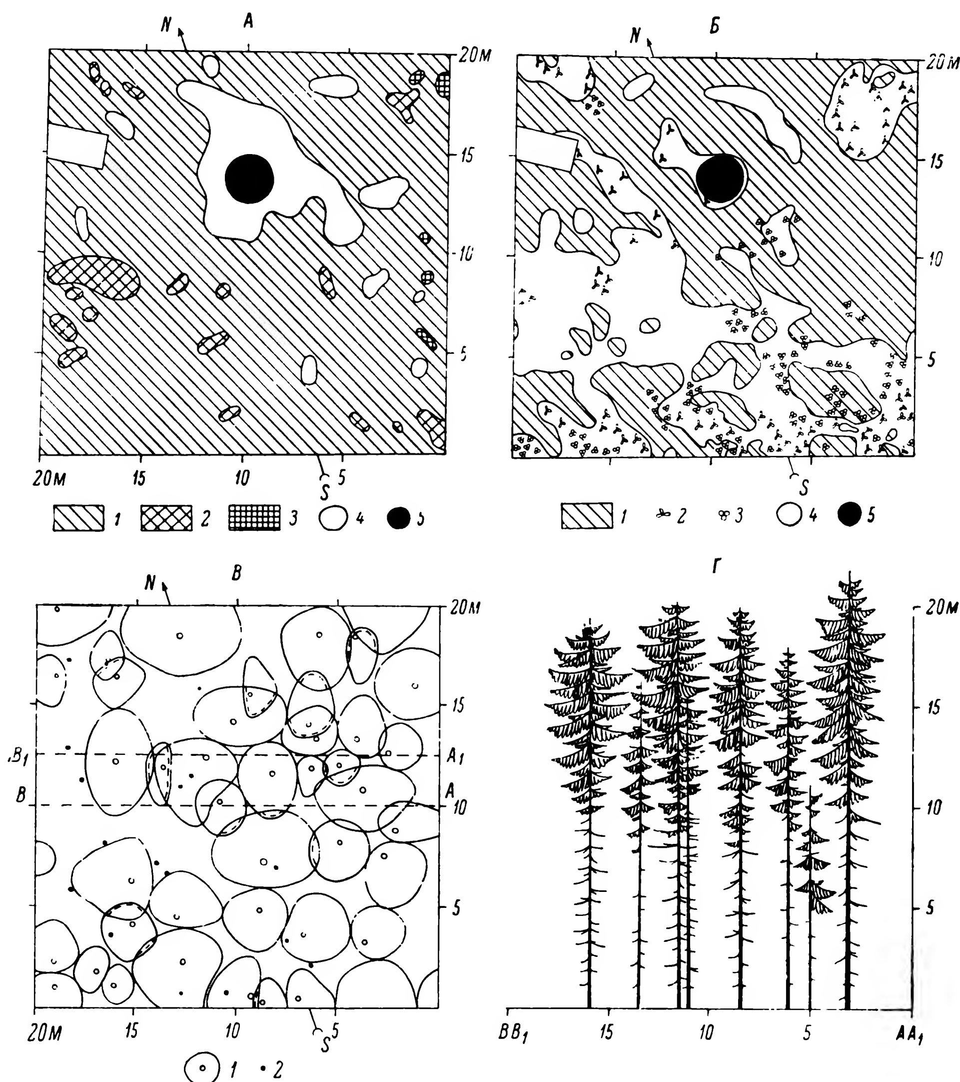


Рис. 6. Структура среднетаежного ельника-черничника (Харовский лесхоз, Кадниковское лесничество, кв. 33. Возраст 110 лет, состав 10Е).

А — моховой покров: *1* — Pleurozium schreberi+Hylocomium splendens; *2* — Pleurozium schreberi+Hylocomium splendens+Polytrichum commune; *3* — Dicranum sp.+Hylocomium splendens; *4* — участки, где нет мохового покрова; *5* — муравейник. *Б* — кустарничковый покров: *1* — *Vaccinium myrtillus*; *2* — несомкнутые куртины *V. myrtillus*; *3* — отдельные куртины *Vaccinium vitis-idaea*; *4* — участки, где нет кустарничков; *5* — муравейник. *В* — проекции крон и положение стволов: *1* — ели, *2* — пней и отмерших стволов ели. *Г* — вертикальная проекция древесного яруса (Зарисовка Б. Н. Норина и В. В. Петровского, 29 VIII 1959).

chum commune и *Dicranum* sp.) с синузиями (или микрогруппировками) вершин микрорельефа из видов *Cladonia* и с рядом микрогруппировок, занимающих промежуточное положение в микрорельефе. Распределение видов лишайниково-мохового покрова в редколесье в основном связано с резкими различиями условий среды, создаваемыми микрорельефом и, прежде всего, с различиями режимов поверхностного увлажнения. Прямой

зависимости структуры напочвенного покрова от жизнедеятельности растений древесного и кустарничкового ярусов нет. Такой анализ взаимоотношений видов и их групп в данной группировке приводит к выводу,

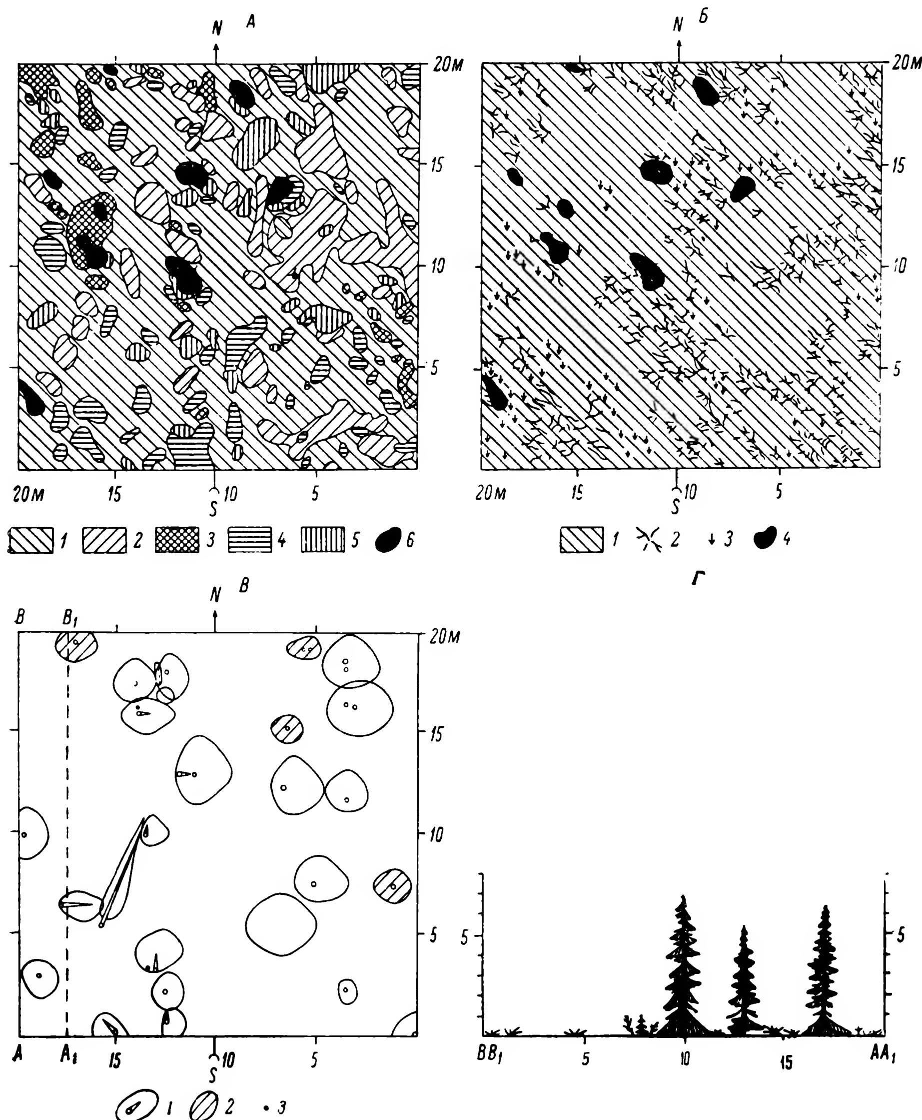


Рис. 7. Структура лесотундрового воронично-черничного елового редколесья. (Ст. Сивая Маска, Коми АССР; состав 8Е2Б).

А — лишайниково-моховой покров: *1* — Polytrichum commune+P. strictum+Pleurozium schreberi+Sphagnum angustifolium+Sph. russowii+Aulacomnium palustre; *2* — Pleurozium schreberi+Polytrichum commune+Aulacomnium palustre; *3* — Cladonia sylvatica+C. rangiferina+C. alpestris; *4* — Sphagnum acutifolium+Sph. russowii+Polytrichum commune+Dicranum sp.; *5* — Polytrichum commune+P. strictum+Sphagnum angustifolium+Sph. russowii; *6* — западины с водой. (Доминанты группировок показаны разрядкой). *Б* — кустарниковый и кустарничковый покровы: *1* — Vaccinium myrtillus (обильно)+Empetrum nigrum (обильно)+Vaccinium vitis-idaea (рассеянно); *2* — *Betula nana*; *3* — *Ledum decumbens*; *4* — западины с водой. *В* — проекции крон и положение стволов: *1* — ели; *2* — березы; *3* — отмерших стволов ели. *Г* — вертикальная проекция древесного яруса. (Зарисовка Б. Н. Норина и В. В. Петровского, 13—14 VI 1959).

что лишайниково-моховой покров редколесья, особенно, если провести аналогию с подобным покровом тундр, представляет из себя комплекс микрогруппировок.

Синузии зеленых мхов в среднетаежном ельнике-черничнике подчинены господствующей синузии ели. Большая сомкнутость крон ели создает устойчивый микроклиматический режим приземного слоя воздуха и режим влажности поверхности почвы, чем в значительной мере выравниваются условия среды, обусловленные микрорельефом; поэтому здесь наблюдается большая однородность мохового покрова.

В лесотундровом воронично-черничном еловом редколесье кроны редко стоящих деревьев не влияют на режимы влажности воздуха и поверхности почвы, во всяком случае в такой степени, чтобы это могло отразиться на развитии мхов. И если соподчиненность синузий древесного и кустарничкового ярусов ясна, то до сих пор на северном пределе леса не выяснена такая соподчиненность для древесного и мохового ярусов, не выявлены основные трансформаторы среды. Поэтому вопрос о сущности взаимоотношений синузий и группировок в лесотундровых фитоценозах является одним из важнейших. Наши наблюдения в лесотундре Обско-Тазовского полуострова (Норин, 1958), где широко распространены сухие лишайниковые лиственничные редколесья, показывают, что в таких редколесьях со слабо развитым нано- и микрорельефом связь между древесным ярусом и мохово-лишайниковым покровом более тесная. Это выражается в том, что вокруг кустов березы, всегда участвующей в сложении верхних ярусов лиственничных редколесий, развиваются куртины зеленых блестящих мхов и печеночного мха *Ptilidium ciliare*, а на некотором удалении от березы-«ходылея» сплошной покров из лишайников видов *Cladonia*, *Cetraria* и *Alectoria*. Такая мозаичность напочвенного яруса вызывается рядом причин, но в основном тем, что на кусты березы наметается зимой мощный слой снега, который долго удерживается весной и при своем медленном таянии создает устойчивое поверхностное увлажнение. На лишайниковый же покров, располагающийся между редкими деревьями лиственницы и березы, древесный ярус не оказывает воздействия, так как из-за специфики биологии мхов и лишайников они не испытывают корневой конкуренции со стороны этого яруса, а наземное влияние крон деревьев очень ограниченно и незначительно. В то же время корневая конкуренция компонентов древесного и травяно-кустарничкового ярусов сильна из-за уменьшения к северу уровней факторов, необходимых для жизни. Поэтому возникает вопрос, не связано ли с обострением до предела конкуренции корневых систем цветковых растений усиление жизненности и фитоценотической роли многих мхов и лишайников, которые здесь не испытывают даже незначительного подавляющего влияния надземных частей других растений? Так называемые лесные мхи (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, виды *Polytrichum* и др.), так же как и боровые лишайники (*Cladonia alpestris*, *C. sylvatica*, *C. rangiferina* и др.), достигают наиболее мощного развития именно в лесотундре. Нельзя ли думать, что они исторически более всего характерны для лесотундровых сообществ и только в силу своей очень широкой экологической амплитуды распространены и в лесной зоне и в тундровой? А. И. Толмачев (1943), например, считает, что бóльшая часть общих для тайги и тундр форм мхов и лишайников должна быть причислена к древнему ядру арктической флоры.

Важнейшей особенностью структуры лесотундровых сообществ является их редкостойность. При анализе этого явления нужно различать причины разреженности древостоя и причины островного произрастания редколесий, т. е. отсутствия древесной растительности на многих местообитаниях в лесотундре. Первое (разреженность) вызывается конкуренцией корневых систем деревьев и свойственно всей зоне лесотундры, а второе (островное произрастание редколесий) — неблагоприятными для древесных пород мезоэдафическими и мезоклиматическими условиями и свойственно преимущественно северной лесотундре. Однако при выде-

лении лесотундровых редколесий невозможен механический подход, при котором к редколесьям относятся все насаждения севера, имеющие сомкнутость крон менее 0.3, а насаждения большей сомкнутости автоматически относятся к лесам. Такое разделение без учета состава и структуры нижних ярусов ничего не дает в настоящее время для познания закономерностей растительного покрова Севера.

Характерной особенностью лесотундры (включая и горную лесотундру) является наличие оригинальных форм роста древесных пород, которые свойственны именно ей и почти не встречаются в других зонах. Этими формами являются криволесье, «дерево в юбке» (термин Б. Н. Городкова), «ходылей» или полустланик и стланик. Возникновение этих биоморф связано со специфическим комплексом природных условий в лесотундре. Наряду с этими оригинальными жизненными формами зоне свойственны и другие (мхи, лишайники, кустарнички, кустарники и т. д.), широко распространенные и за ее пределами.

Анализы тундровой флоры, проведенные рядом авторов (Толмачев, 1932; Сочава, 1944), позволяют отчасти судить о существовании особого лесотундрового набора видов. Специфическим лесотундровым ядром с некоторым приближением надо считать гипоарктический элемент флоры, из которого при дальнейших критических разработках может быть выделена группа видов, наиболее приуроченная к редколесным сообществам лесотундры. Даже для гипоарктиков в широком понимании оптимальный комплекс условий существует в лесотундре, где они широко распространены на многих местообитаниях и являются основными компонентами редколесных сообществ.

Таким образом, лесотундровый тип растительности (редколесья, криволесья) характеризуется следующими основными особенностями:

1. Разреженным древостоем и одновременно сомкнутостью корневых систем, что обусловливает эдификаторную роль деревьев и в то же время слабое наземное влияние крон, допускающее свободное развитие светолюбивой тундровой флоры. Таким образом, в редколесьях «лесные» и «тундровые» структурные элементы взаимно проникают, образуя весьма сложную комплексность и мозаичность растительного покрова. Такая структура позволяет древесным породам в редколесьях сохранять свою эдификаторную роль и в то же время содействует максимальному усилению доминантной роли других элементов (мхов, лишайников, кустарников), которые становятся эдификаторами в крайних для древесных пород условиях существования (в рединах, кустарниковых «тундрах»). Возможно, что для лесотундровых сообществ, так же как и для тундровых, характерна полиэдификаторность состава.

2. Этот тип растительности характеризуется также оригинальными экологическими жизненными формами (криволесье, «дерево в юбке», полустланик, стланик).

3. Особым флористическим элементом (гипоарктический элемент), который находит в данном типе оптимальные условия для своего существования и наиболее здесь обилен.

Лесотундровый тип растительности в сочетании с лесным, болотным, тундровым и луговым образует на севере Евразии особую зону лесотундры, которая может быть достаточно отчетливо охарактеризована также в отношении общих природных условий (климат, почвы и др.). Понимание этой зоны должно быть шире, чем допускает большинство авторов.

Отграничение северной тайги от лесотундры в настоящее время провести еще очень трудно. Во-первых, вследствие того что гипоарктики довольно широко распространены в северной тайге и даже в средней и южной, особенно в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Во-вторых, для такого разделения необходимы работы не только общеописательного

характера, но и довольно детальное исследование структур сообществ, специальное изучение их комплексности и мозаичности. Необходима также кропотливая, большая работа по флористическому анализу широкой полосы лесотундры и северной тайги для выяснения наибольшей приуроченности ряда видов к лесотундровым сообществам. Южная граница зоны должна проводиться там, где на плакорах и соответствующих местообитаниях, исключая заболоченные пространства, наибольшие площади занимает лесотундровый тип растительности — редколесья и криволесья. Данное понимание лесотундры очень близко к пониманию Ю. П. Пармузиным (Зворыкин и Пармузин, 1956; Пармузин, 1958, 1959а, 1959б) зоны «предтундровых редколесий», которую он объединяет с лесотундрой, относя к последней лишь крайние северные «предтундровые редины». На юге лесотундра будет включать елово-лиственничную подзону таежной зоны Б. Н. Городкова (1916), предтундровую подзону А. П. Шенникова (1940), лишайниково-кустарниковую подзону А. И. Лескова (1947а, 1947б) и т. д. Северная граница лесотундры, вероятно, должна проводиться по линии, соединяющей крайние северные участки редколесий и «лесные острова» на плакорах, т. е. включать значительную часть кустарниковой подзоны тундры.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1950). О содержании понятия «полярная пустыня» как тип растительности. Природа, 9. — Александрова В. Д. (1956). Растительность южного острова Новой Земли между 70°56′ и 72°12′ с. ш. Сб.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 2. — Александрова В. Д. (1957). Вопросы разграничения арктических пустынь и тундр как типов растительности. Тез. докл. делегатск. съезда Всес. бот. общ. (май 1957), IV, Секц. флоры и растит., 2. — Алехин В. В. (1951). Растительность СССР в основных зонах. — Алисов Б. П. (1956). Климат СССР. — Андреев В. Н. (1932). Подзоны тундры Северного края. Природа, 10. — Андреев В. Н. (1935). Растительность и природные районы восточной части Большеземельской тундры. Тр. Полярн. комисс., 22. — Андреев В. Н. (1938). Обследование тундровых оленьих пастбищ с помощью самолета. Тр. н.-и. инст. полярн. землед., животновод. и промысл. хоз., сер. Оленевод., 1. — Андреев В. Н. (1954а). Растительный покров Восточноевропейской тундры и мероприятия по его использованию и преобразованию. Диссерт. БИН АН СССР, Л. — Андреев В. Н. (1954б). Лесотундра. БСЭ, 25. — Андреев В. Н., К. Н. Игошина и А. И. Лесков. (1935). Оленьи пастбища и растительный покров Полярного Приуралья. Сов. оленевод., 5. — Берг Л. С. (1936). Физико-географические (ландшафтные) зоны СССР. — Васьковский А. П. (1950). Граница тундровой растительной зоны на северном побережье Охотского моря. Бот. журн., 3. — Васьковский А. П. (1958). Новые данные о границах распространения деревьев и кустарников-ценозообразователей на крейнем северо-востоке СССР. Матер. по геолог. и полезн. ископ. северо-востока СССР, 13. — Геоботаническое районирование СССР. (1947). Тр. Комисс. по естеств.-историч. районир. СССР, II, 2. — Герасимов И. П. (1951). Происхождение природы современных географических зон на территории СССР. Изв. АН СССР, сер. географ., 2. — Герасимов И. П. и К. К. Марков. (1939). Ледниковый период на территории СССР. Физико-географические условия ледникового периода. Тр. Инст. географ., XXXIII. — Герасимов И. П. и К. К. Марков. (1941). Развитие ландшафтов СССР в ледниковый период. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 1. — Говорухин В. С. (1940). Лесотундра Старого Света. Уч. зап. географ. факульт. Московск. обл. пед. инст., III.— Говорухин В. С. (1947). Динамика ландшафтов и климатические колебания на Крайнем Севере. Изв. ВГО, 79, 3. — Говорухин В. С. (1952). По тундрам Малого Ямала и Полярного Урала (описание редкостойных лесов). Бюлл. МОИП, Отд. геолог., 3. — Говорухин В. С. (1956). Редколесья на полярном пределе лесов Малого Ямала и в Приобской лесотундре. Землевед. Сб. МОИП, IV (XLIV). — Городков Б. Н. (1916). Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области. — Городков Б. Н. (1929). Безлесие тундры. (Ботанико-географические наблюдения в Западной Сибири). Природа, 3. — Городков Б. Н. (1933). Естественные пастбищные угодья тундровой зоны ДВК. Сов. оленевод., 2. — Городков Б. Н. (1935). Растительность тундровой зоны СССР. — Городков Б. Н. (1937). Лес на полярном пределе. Изв. Гос. географ. общ., 69, 1. — Городков Б. Н. (1938). Растительность Арктики и горных тундр СССР. Растительность СССР, I.— Го-

родков Б. Н. (1946а). Опыт классификации растительности Арктики. Сов. бот., XIV, 1—2. — Городков Б. Н. (1946б). Ботанико-географический очерк Крайнего Севера и Арктики СССР. Уч. зап. Лен. гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 49, Каф. физич. географ. — Городков Б. Н. (1946в). Движение растительности на севере лесной зоны Западно-Сибирской низменности. Пробл. физич. географ., 12. — Городков Б. Н. (1952). Происхождение арктических пустынь и тундр. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 8. — Дадыкин В. П. (1952). Особенности поведения растений на холодных почвах. — Зворыкин К. В. и Ю. П. Пармузин. (1956). Физико-географическое районирование Севера и Востока СССР. Изв. АН СССР, сер. географ., 5. — Иванова Е. Н., П. А. Летунов, Н. Н. Розов, В. М. Фридланд, С. А. Шувалов. (1958). Почвенно-географическое районирование СССР. Почвовед., 10. — Ильинский А. П. (1934). Атлас растительности земного шара. Тез. доклада. Тр. Перв. Всес. географ. съезда (11—18 IV 1933), 4. Секц. засед. — Ильинский А. П. (1935). Высшие таксономические единицы в геоботанике. Сов. бот., 5. — Ильинский А. П. (1937). Растительность земного шара. — Кайгородов А. И. (1955). Естественная зональная классификация климатов земного шара. — Карта растительности европейской части СССР, м. 1 : 2 500 000. Пояснительный текст (1950). Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. — Колесников Б. П. (1955). Очерк растительности Дальнего Востока. — Колесников Б. П. (1957). В. Л. Комаров и ботанико-географическое районирование советского Дальнего Востока. Комаровские чтения, VI. — Колосов Д. М. (1947). Проблемы древнего оледенения северо-востока СССР. Тр. Горно-геолог. управл., 30. — Кузнецов Н. И. (1916). Растительность Енисейской лесотундры. Предварит. отчет о бот. исслед. в Сибири и в Туркестане в 1914 г.— Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. Сб.: Растительность СССР, I. — Лавренко Е. М. (1950). Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран. Пробл. бот., I. — Лавренко Е. М. (1951). Возраст ботанических областей внетропической Евразии. Изв. АН СССР, сер. географ., 2. — Лавренко Е. М. (1952). Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 8. — Лесков А. И. (1940). Фитоценологический очерк редколесий бассейна р. Полуя. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 4. — Лесков А. И. (1947а). Европейско-Сибирская кустарниковая (лесотундровая) область. Тр. Комисс. по естеств.-историч. районир. СССР, II, 2. Геобот. районир. СССР. — Лесков А. И. (1947б). Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область. Тр. Комисс. по естеств.-инсторич. районир. СССР, II, 2. Геобот. районир. СССР. — Лупинович И. С. (1947). Основные таксономические единицы районирования и их обоснование. Тр. Комисс. по естеств.-историч. районир. СССР, I. — Медведев П. М. (1952). О пределе леса и причинах безлесия тундр Азии. Изв. ВГО, 84, 3. — Миддендорф А. Ф. (1867). Путешествие на север и восток Сибири, ч. 1, Отд. 4. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. — Норин Б. Н. (1957). Место лесотундры в системе растительных зон и проблема выделения лесотундрового типа растительности. Тез. докл. Делегатск. съезда Всес. бот. общ. (май 1957), IV, Секц. флоры и растит., 2. — Норин Б. Н. (1958). К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре. Сб.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 3. — Пармузин Ю. П. (1958). О системе таксономических единиц физико-географического районирования. Научн. докл. выс. школы. Геолого-географ. науки, 1. — Пармузин Ю. П. (1959а). Своеобразие ландшафтов северного редколесья Восточной Сибири. Уч. зап. Латвийск. гос. унив., XXXI. Четверт. Всес. совещ. по ландшафтоведению в Риге. — Пармузин Ю. П. (1959б). Северное редколесье Восточной Сибири как ландшафтная зона. Матер. перв. совещ. географов Сибири и Дальн. Востока (Иркутск, 18—24 IX 1959), I, тез. докл. — (Поле Р.) Pohle R. (1917). Wald- und Baumgrenze in Nord-Russland. Zeitschr. Ges für Erdkunde zu Berlin, 4. — Пояснительный текст к карте растительности СССР в масштабе 1 : 5 000 000 (1941). — Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР, м. 1 : 4 000 000» (1956). Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. — Сакс В. Н. (1948). Четвертичный период в Советской Арктике. Тр. Арктич. н.-и. инст., 201. — Самбук Ф. В. и А. А. Дедов. (1934). Подзоны припечорских тундр Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 1. — Сочава В. Б. (1929). О пределе лесов на крайнем северо-востоке Азии. Природа, 12. — Сочава В. Б. (1933а). Тундры бассейна реки Анабары. Изв. Гос. географ. общ., LXV, 4. — Сочава В. Б. (1933б). Естественные кормовые угодья тундровой зоны Якутии. Сов. оленевод., 2. — Сочава В. Б. (1934). Ботанико-географические подзоны в западных тундрах Якутии (тез. докл.). Тр. Перв. Всес. географ. съезда (11—18 IV 1933), 3, секц. засед. — Сочава В. Б. (1940). О безлесии тундр. Тр. Лен. общ. естествоиспыт., LXVIII, 3. — Сочава В. Б. (1944). О происхождении флоры северных полярных стран. Природа, 4. — Сочава В. Б. (1950). Новейшие вертикальные движения земной коры и растительный покров. Землевед., 3 (43). — Сочава В. Б. (1956). Темнохвойные леса. Лиственничные леса.

В кн.: Растительный покров СССР. Пояснительный текст к Геоботанический карте СССР, м. 1 : 4 000 000.— Сочава В. Б., Т. И. Исаченко и А. Н. Лукичева. (1953). Общие черты географического распространения лесной растительности Западно-Сибирской низменности. Изв. ВГО, 85, 2. — Сукачев В. Н. (1957). Общие принципы и программа изучения типов леса. Сб.: Методические указания к изучению типов леса. — Танфильев Г. И. (1911). Пределы лесов в Полярной России. — Тихомиров Б. А. (1941а). О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 1. — Тихомиров Б. А. (1941б). К вопросу о динамике полярного и вертикального пределов лесов и Евразии. Сов. бот., 5—6. — Тихомиров Б. А. (1953). Безлесье тундры и его преодоление. Бот. журн., 4. — Тихомиров Б. А. (1955). Современное состояние растительного покрова Крайнего Севера СССР и очередные проблемы его изучения. Бот. журн., 4. — Тихомиров Б. А. (1956а). Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. Сб. «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения». — Тихомиров Б. А. (1956б). Лес и тундра. Природа, 7. — Тихомиров Б. А. (1959). Некоторые итоги и основные проблемы изучения растительного покрова севера Сибири. Изв. Сибирск. отд. АН СССР, 2. — Толмачев А. И. (1931). О распространении древесных пород и о северной границе лесов в области между Енисеем и Хатангой. Тр. Полярн. комисс. АН СССР, 5. — Толмачев А И. (1932). Флора центральной части Восточного Таймыра, ч. 1. Тр. Полярн. комисс. АН СССР, 8. — Толмачев А. И. (1943). К вопросу о происхождении тайги как зонального растительного ландшафта. Сов. бот., 4. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Тыртиков А. П. (1951). Распределение корневых систем деревьев на северном пределе лесов. Вестн. Московск. унив., 10. — Тыртиков А. П. (1954). Рост корней деревьев в длину на северном пределе лесов. Бюлл. МОИП, Отд. биолог., 59, 1. — Тюлина Л. Н. (1936). О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношении с тундрой. Тр. Арктич. инст., 40, сер. Геоботаника. — Тюлина Л. Н. (1937). Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела. Тр. Арктич. инст., 63, сер. Геоботаника. — Цинзерлинг Ю. Д. (1932). География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Тр. Геомофрологич. инст., сер. физ-географ., 4. — Цинзерлинг Ю. Д. (1935). Материалы по растительности северо-востока Кольского полуострова. Тр. Совета по изуч. произв. сил, сер. Кольская, 10. — Шенников А. П. (1940). К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 4. — (Шренк А. Г.) Schrenk A. G. (1854). Reise nach dem Nordosten des europäischen Russland, 2. — Шренк А. (1855). Путешествие по северо-востоку Европейской России через тундру самоедов к северным Уральским горам, предпринятое в 1837 г. — Kihlman A. (1890). Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lapland. Acta Soc. pro. Fauna et Flora Fenn., 6, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

WHAT IS THE «FOREST-TUNDRA»?

By B. N. Norin

SUMMARY

Sparse forests of far northern regions are in fact a peculiar forest-tundra type of vegetation. This type is characterized by a specific structure of plant communities, by a definite set of life forms and a definite complex of the elements of their flora. Being combined with other types of vegetation, this type forms a zone of forest-tundra in the North of Eurasia.

A somwhat wider sense should be attributed to the concept of this zone than it has at present.

А. С. Девятов

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

(Получено 7 IX 1960)

В связи с намеченными на ближайшие годы большими закладками новых садов и созданием лесных насаждений особое значение приобретает проблема солеустойчивости древесных растений. Засоленные почвы занимают до 10% площади суши СССР, причем наиболее распространены они в южной зоне. Вред от почвенного засоления общеизвестен. Недобор урожая, ущерб от гибели посевов и насаждений, убытки от выбытия из землепользования участков вследствие вторичного засоления, дополнительные затраты на предотвращение засоления почвы и другие потери дают представление о трудностях, связанных с земледелием на засоленных землях.

Как эколого-биологическая проблема солеустойчивость древесных растений остается мало разработанной. Усилиями исследователей к настоящему времени в первом приближении выяснены лишь отдельные вопросы: установлена сравнительная солеустойчивость отдельных видов и сортов, определена чувствительность к различным солям и ионам, получены данные о характере морфологических и физиологических изменений древесных растений при произрастании на засоленной почве.

Однако имеющийся материал по солеустойчивости древесных растений недостаточен для того, чтобы вести широкое наступление на засоленные земли. Теоретическое и практическое решение этой проблемы не как мелиоративной, а как эколого-биологической, требует в первую очередь изучения приспособляемости древесных растений к засоленности почв в процессе онтогенетического и филогенетического развития. Теоретическая разработка проблемы солеустойчивости, в эколого-биологическом плане непосредственно связана с решением проблемы общей устойчивости древесных растений к неблагоприятным условиям среды.

Одним из важных вопросов при таком подходе к проблеме солеустойчивости является познание ее зависимости от стадийного и возрастного состояния растений. Исходя из представления об единстве организма и среды, нет оснований допускать, что реакция растений на засоленность почвы не зависит от физиологических изменений, связанных с процессом их жизни и развития от возникновения до отмирания. Познание онтогенетической изменчивости солеустойчивости растений позволяет глубже понять сущность их экологических приспособлений и на этой основе более сознательно решать вопросы возделывания сельскохозяйственных культур на засоленных землях.

Мы не касаемся здесь вопроса о динамике солеустойчивости в онтогенезе травянистых растений, который обстоятельно освещен А. А. Шаховым (1950), причем он сделал общий вывод об усилении этого свойства с возрастом. В данной статье мы рассматриваем лишь онтогенетическую

изменчивость солеустойчивости древесных растений на примере возрастных изменений этого свойства у плодовых. Поскольку данных по этому вопросу очень мало, многие отечественные и зарубежные физиологи склонны отождествлять онтогенетическую изменчивость солеустойчивости травянистых и древесных растений. Д. П. Проценко (1956), например, указывает, что стойкость растений к засолению увеличивается с возрастом, причем они наиболее чувствительны к токсическому влиянию солей в начальные фазы развития и в молодом возрасте. Автор не оговаривает, к каким растениям — травянистым или древесным — относится его вывод, хотя его работа посвящена солеустойчивости плодовых культур. Подобного же мнения придерживается Е. М. Ковальская (1958). Единичные сторонники этой точки зрения имеются и среди плодоводов. Г. П. Петросян (1957) на основе своих исследований утверждает, что с возрастом повышается солеустойчивость как растений винограда в целом, так и его вегетативных органов (побегов и листьев).

Однако, исходя из теории циклического старения и омоложения растений, предложенной Н. П. Кренке (1940), следует ожидать иной динамики солеустойчивости древесных пород в онтогенезе. Наблюдения, говорящие о понижении устойчивости с увеличением возраста растений и возрастности их частей, были сделаны многими плодоводами.

Полученные нами данные показывают, что солеустойчивость древесных поликарпических растений увеличивается в те периоды жизни, когда превалирует тенденция роста; и, наоборот, солеустойчивость уменьшается, когда эта тенденция затухает, а плодоношение (размножение) начинает доминировать.

Автор этой статьи изучал возрастную изменчивость солеустойчивости в процессе почвенно-биологического обследования плодовых насаждений по методу П. Г. Шитта (1930, 1936, 1952) и с учетом установленных им возрастных периодов. Обследование охватило все основные плодовые сады на аллювиальных почвах в Сталинградской и Астраханской областях.

ТАБЛИЦА 1

Состояние яблонь в возрасте 2 и 9 лет в квартале № 7 Камышинского совхоза (подвой китайка)

Сорта	Количество деревьев (в %)						
	здоровых				больных	выпады	подсадка
	всего	сильных	средних	слабых			
Начало периода роста, 1952 г.							
Возраст от момента посадки 2 года							
Мальт багаевский	82.8	12.1	34.7	36.0	13.9	3.3	—
Анис алый	67.4	15.1	17.1	35.2	27.1	5.5	—
Папировка	75.4	0.0	49.0	26.4	15.1	9.5	—
Пепин литовский	74.6	6.8	39.4	28.4	25.0	0.4	—
Период роста и плодоношения, 1959 г.							
Возраст от момента посадки 9 лет							
Мальт багаевский	93.5	60.1	25.3	8.1	0.5	2.0	4.0
Анис алый	74.9	23.4	32.2	19.3	5.9	3.2	16.0
Папировка	77.8	22.2	44.5	11.1	11.1	0.0	11.1
Пепин литовский	84.8	44.7	27.9	12.2	0.6	5.9	8.7

В проведении почвенных исследований участвовала Г. А. Селезнева. Некоторые материалы и выводы о возрастной изменчивости солеустойчивости плодовых культур опубликованы нами ранее (Девятов, 1954, 1955, 1958).

Ниже приводятся данные изучения различных садов.

Сады Камышинского совхоза расположены в пойме р. Иловли на погребенных осолоделых реликтовых глинистых солонцах степного происхождения, покрытых суглинистым аллювием мощностью 29—60 см. Содержание поглощенного натрия в горизонте В обычно не превышает 4—5% от суммы поглощенных оснований, и лишь в квартале № 7 он составил 16.6%. Погребенная почва засолена сульфатами натрия, кальция и магния при незначительном содержании хлоридов и бикарбонатов. Степень засоленности горизонта В колеблется от 0.3 до 0.6%.

Реакция яблони на засоленность в разные возрастные периоды оказалась неодинаковой (табл. 1, 2, 3).

Агротехнический уход, включая орошение, во все годы был удовлетворительным.

При посадке сада была достигнута вполне удовлетворительная приживаемость, однако количество больных деревьев спустя два года оставалось большим. В дальнейшем состояние деревьев непрерывно улучшалось, и в период роста и плодоношения количество здоровых деревьев увеличилось. С

ТАБЛИЦА 2

Состояние яблонь в возрасте 10 и 17 лет в различных частях квартала № 3 Камышинского совхоза (деревья посадки 1943—1944 гг.)

Сорта	Северная половина сада—погребенные солонцы залегают глубже							Южная половина сада — погребенные солонцы залегают мельче						
	количество деревьев (в %)													
	здоровых				больных	усыхающих	выпады	здоровых				больных	усыхающих	выпады
	сильных	средних	слабых	всего				сильных	средних	слабых	всего			
Период роста и плодоношения, 1952 г.														
Возраст от момента посадки 10 лет														
Добрый крестьянин	3.0	36.4	51.5	90.9	9.1	0.0	0.0	6.7	26.7	53.3	86.7	13.3	0.0	0.0
Пепин литовский	30.8	46.2	7.7	84.7	7.7	7.6	0.0	7.7	53.8	23.1	84.6	15.4	0.0	0.0
Период плодоношения и роста, 1959 г.														
Возраст от момента посадки 17 лет														
Добрый крестьянин	6.1	30.3	12.1	48.5	24.2	6.1	21.2	0.0	6.7	13.3	20.0	40.0	6.7	33.3
Пепин литовский	7.7	38.5	23.0	69.2	23.2	0.0	7.6	7.7	15.4	7.6	30.7	23.1	30.8	15.4

нарастанием энергии плодоношения и ослаблением роста реакция на почвенные условия изменилась (табл. 2).

Квартал № 3 условно разделен нами на две части. В северной половине мощность пойменной почвы в среднем на 10 см больше, а горизонт В погребенной почвы залегает на 13 см ниже, чем на южной. В период роста и плодоношения разница в состоянии деревьев на этих участках была неощутимой. Данные таксации деревьев сорта Пепин литовский, проведенной в 1952 г , близки к данным таксации деревьев этого же сорта в квартале № 7, произведенной в 1959 г. (табл. 1), так как их состояние было учтено в одном и том же возрастном периоде при однородной агротехнике. За истекшие 7 лет деревья в квартале № 3 вступили в период плодоношения и роста, и их устойчивость к неблагоприятным почвенным условиям уменьшилась. Так, например, количество здоровых деревьев сорта Добрый крестьянин в северной половине сада уменьшилось вдвое, в южной половине — в четыре раза. Выпады составили соответственно одну пятую и одну третью часть от количества первоначально посаженных деревьев, хотя в предыдущем возрастном периоде гибели не было.

Особенно значительно понизилась устойчивость яблонь при наступлении периода полного плодоношения (табл. 3). В южной половине сада почти полностью выпал Пепин литовский, а у сортов Добрый крестьянин и Анис алый в числе здоровых осталась лишь 1/5 часть деревьев. У Папировки вдвое возросло количество больных и выпавших деревьев.

В северной части сада вследствие более глубокого залегания солонцового и засоленного горизонтов угнетение деревьев выражено слабее, чем в южной, однако и здесь оно весьма значительное. У Папировки и Пепина литовского количество здоровых деревьев уменьшилось в 2—2.5 раза, у Доброго крестьянина вдвое возросли выпады. Даже у выносливого сорта Аниса алого численность больных деревьев увеличилась в четыре раза.

Как правило, гибель деревьев разных сортов происходила постепенно в течение нескольких лет. Сначала появлялась суховершинность, усиливалось поражение кроны черным раком, затем один за другим усыхали скелетные сучья. У некоторых сортов, особенно у Папировки вслед за развитием суховершинности возникает сильный восстановительный рост волчков. В итоге в квартале № 3 через 28 лет после посадки осталось лишь 40% здоровых деревьев. Из всех сортов яблонь, произрастающих в саду (а их 10), лишь Мальт багаевский оказался достаточно устойчивым.

Понижение устойчивости яблони в период плодоношения связано с истощением деревьев благодаря обильному образованию плодов и ослаблению роста.

Ниже приводятся данные о динамике роста и плодоношения у исследованных сортов (табл. 4).

Особенно наглядно связь обильного плодоношения с ослаблением роста проявилась в квадрате № 3 у сорта Штрейфлинг. В 1950 г., в возрасте 19 лет, деревья этого сорта принесли в среднем по 182 кг плодов. В 1951—1952 гг. из 26 деревьев Штрейфлинга погибло 25. С метеорологическими или агротехническими условиями эта гибель не была связана.

Приведем теперь данные наблюдений в саду бригады № 9 колхоза им. Кирова Средне-Ахтубинского района Сталинградской области. Этот сад расположен на лугово-дерновой слоистой трехфазной почве, отдельные слои которой по механическому составу варьируют от суглинка до песка. Данные анализа водной вытяжки, выполненного Г. А. Селезневой, приведены в табл. 5.

Карбонатность почвы низкая: 13.44 м-экв. в слое № 3 (80—90 см), 17.70 м-экв. в слое № 4 (133—144 см) и 8.04 м-экв. в слое № 5 (182—192 см).

ТАБЛИЦА 3

Состояния яблонь в возрасте 21 и 28 лет, в различных частях квартала № 3 Камышинского совхоза (деревья посадки 1932 г.)

Сорта	Северная часть сада — погребенные солонцы залегают глубже							Южная часть сада — погребенные солонцы залегают мельче						
	количество деревьев (в %)													
	здоровых				больных	усыхающих	выпады	здоровых				больных	усыхающих	выпады
	сильных	средних	слабых	всего				сильных	средних	слабых	всего			
Период плодоношения и роста, 1952 г.														
Возраст от момента посадки 21 год														
Мальт багаевский	11.4	45.7	31.4	88.5	2.9	0.0	8.6	0.0	35.9	48.7	84.6	2.6	0.0	12.8
Анис алый	37.2	32.0	18.0	87.2	7.7	2.6	2.5	16.0	27.2	22.2	65.4	9.9	19.8	4.9
Папировка	13.0	34.8	15.2	63.0	10.9	2.2	23.9	11.9	38.1	23.8	73.8	19.0	2.4	4.8
Добрый крестьянин	16.1	9.7	16.1	41.9	25.8	6.5	25.8	2.6	2.6	26.3	31.5	34.2	5.3	29.0
Пепин литовский	13.8	10.3	31.0	55.1	20.7	0.0	24.2	4.3	4.3	25.5	34.1	17.0	4.2	44.7
Период плодоношения, 1959 г.														
Возраст от момента посадки 28 лет														
Мальт багаевский	5.7	51.4	34.3	91.4	0.0	0.0	8.6	0.0	28.2	46.2	74.4	12.8	0.0	12.8
Анис алый	29.5	23.1	9.0	61.6	29.4	1.3	7.7	2.5	8.6	9.9	21.0	38.3	11.1	29.6
Папировка	8.7	10.9	13.0	32.6	28.3	6.5	32.6	19.0	11.9	14.3	45.2	26.2	2.4	26.2
Добрый крестьянин	16.1	9.7	16.1	41.9	0.0	6.5	51.6	10.5	7.9	2.6	21.0	15.8	18.5	44.7
Пепин литовский	3.5	13.8	3.4	20.7	20.7	24.2	34.4	0.0	4.3	4.3	8.6	2.1	19.2	70.1

ТАБЛИЦА 4

Динамика роста и плодоношения яблонь в квартале № 3

Сорта	№№ деревьев	Годы 1930—1932	1933—1935	1936—1938	1939—1941	1942—1944	1945—1947	1948—1950	1951—1952
Средний прирост скелетной ветви 1-го порядка (в см)									
Антоновка	33/17	141	58	73	54	34	31	52	19
Мальт багаевский . .	11/2	114	62	50	58	57	55	74	39
Среднее количество пунктов плодоношения на ветви 2-го порядка									
Антоновка	33/17	—	—	—	—	—	60	146	114
Мальт багаевский . .	11/2	—	—	—	—	—	46	94	172

ТАБЛИЦА 5

Состав водной вытяжки[1] (разрез 138)

№№ слоев	Глубина взятия образца (в см)	Гигроскопическая вода (в %)	Гумус (в %)[2]	pH	Сухой остаток (в %)	Анионы и катионы в милли-эквивалентах HCO_3'	Cl'	SO_4''	$Ca^{··}$	$Mg^{··}$	$Na^{·}+K^{·}$ по разности
3	80—90	4.58	0.66	7.3	0.951	0.82	1.00	11.62	9.12	3.75	0.57
4	133—143	2.53	0.18	7.3	0.317	0.77	0.96	2.44	2.25	1.14	0.78
5	182—192	5.90	1.41	7.2	0.385	1.00	1.12	3.55	2.86	1.74	1.07

Нижний погребенный горизонт почвы слабо солонцеват; содержание поглощенного натрия в слое № 4 равно 4.2% от суммы поглощенных оснований, в слое № 5 — 7.3%. Уровень грунтовых вод в межень 6 м. Таким образом, главным фактором, ограничивающим рост и развитие деревьев в данных условиях, может быть засоленность почво-грунта.

Данные табл. 6 показывают, во-первых, что продолжительность периода плодоношения основных сортов в этом саду не превышает 10 лет; по нашим исследованиям, она в 2—3 раза короче, чем на незасоленных почвах аналогичного строения. Во-вторых, в период плодоношения резко снижается устойчивость яблонь, и деревья начинают суховершинить и гибнут. Для характеристики устойчивости здесь можно использовать индексы, показывающие отношение количества здоровых деревьев к количеству больных и погибших (в выпады включены лишь взрослые деревья). Индекс устойчивости сортов Мальт багаевский, Анис полосатый и Бель с 1953 по 1959 г. уменьшился в 8—22 раза. Падение устойчивости произошло, по-видимому, вследствие резкого ослабление роста и истощения деревьев обильным плодоношением. В 1952, 1953, 1955 и 1957 гг. урожайность сада равнялась 6—10 т/га.

Прирост скелетных ветвей у Мальта багаевского в первом пятилетии после посадки был равен 47 см в год, во втором (годы Отечественной войны) 26.2 см, в третьем 31.7 см, в четвертом 6.2 см.

[1] Нормальная сода отсутствует.

[2] Гумус определялся по Тюрину, pH по Алямовскому, состав водной вытяжки по Гедройцу.

ТАБЛИЦА 6

Состояние яблонь различного возраста в саду бригады № 9 колхоза им. Кирова Средне-Ахтубинского района

Сорта	Период жизни[1]	Количество деревьев (в %)					Индекс устойчивости
		сильных	средних	слабых	больных	выпады	
Возраст деревьев от момента посадки 19 лет (1953 г.)							
Мальт багаевский	IV	37.8	39.2	13.5	6.7	2.8	9.6
Бель	IV	12.5	50.0	25.0	12.5	0.0	7.0
Анис полосатый	IV	17.4	47.8	21.8	13.0	0.0	6.7
Пепин литовский	V	16.7	0.0	33.3	50.0	—	1.0
Черное дерево	VIII	0.0	6.9	3.4	27.6	62.1	0.1
Возраст деревьев от момента посадки 25 лет (1959 г.)							
Мальт багаевский	V	14.3	23.8	4.8	54.7	2.4	0.8
Бель	V	6.7	33.3	6.6	46.7	6.7	0.9
Анис полосатый	V	6.3	12.5	6.3	62.4	12.5	0.3
Пепин литовский	IX	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0
Черное дерево	VIII, IX	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0

Более раннее снижение устойчивости деревьев Пепина литовского можно объяснить его скороплодностью.

В колхозе «Путь Ленина» Травинского района Астраханской области (с. Увары) мы обследовали старые сады, расположенные между ериком Маракушей и бэровским бугром «Северным». Рядом, в межбугорье бэровских бугров «Северного» и «Южного», разместились более молодые насаждения, заложенные в начале 30-х годов. В межбугорье почва луговая темноцветная легкосуглинистая, со следами заболоченности и глубинным засолением. Горько-соленая грунтовая вода в межень стоит на глубине 140 см. В прирусловой части ерика почва лугово-дерновая, слоистая, супесчано-суглинистая, карбонатная, со следами заболоченности. Уровень пресных грунтовых вод в межень равен 138 см. Данные анализов образцов почвы межбугорья (разрез 328) и прирусловой части (разрез 329), выполненных М. С. Яковлевой, приведены в табл. 7. Более высокая засоленность межбугорий типична для дельты р. Волги.

Слабое хлоридно-сульфатное засоление почвы в зоне стояния грунтовой воды оказалось роковым для яблони в межбугорье (табл. 8). На фоне примерно одинакового выпада деревьев Пепина литовского и Ренета сасыкольского до 1956 г., здесь резко выделились деревья, усохшие в 1956 и 1957 гг. За эти два года полностью погибла третья часть первоначально посаженных деревьев Ренета сасыкольского и 18% Пепина литовского. Большое количество яблонь начало суховершинить. В результате за два года количество здоровых деревьев Ренета сасыкольского сократилось с 63.6 до 3%, а Пепина литовского — с 58 до 2%, и сад потерял хозяйственную ценность.

В 1956—1957 гг. в межбугорье погибли сильнорослые деревья основного плодоносящего возраста. Ренет сасыкольский, например, имел высоту в среднем 6.3 м, диаметр кроны 9.3—12.4 м. Ни штамб, ни сучья не были

[1] Здесь и ниже обозначение периодов жизни (возрастных периодов) дается по П. Г. Шитту; шкала Шитта: I — рост; II — рост и плодоношение; III — плодоношение и рост; IV — плодоношение; V — плодоношение и усыхание; VI — усыхание, плодоношение и рост; VII — усыхание, рост и плодоношение; VIII — усыхание и рост; IX — рост.

ТАБЛИЦА 7

Состав водной вытяжки из почвы сада колхоза «Путь Ленина» Травинского района

№№ разрезов	№№ слоев	Глубина взятия образца (в см)	pH[1]	Сухой остаток (в %)	Анионы и катионы в м-экв.						
					HCO_3'	Cl'	SO_4''	$Ca^{\cdot\cdot}$	$Na^{\cdot}$	$K^{\cdot}$	$Mg^{\cdot\cdot}$ по разности
328 Межбугорье	1	8—18	7.0	0.076	0.39	0.28	0.19	0.60	0.21	0.02	0.03
	2	27—30	7.2	0.079	0.44	0.14	0.12	0.60	0.21	Следы	0.0
	4	41—51	7.2	0.128	0.59	0.08	0.12	0.60	0.17	Следы	0.02
	7	74—83	7.2	0.059	0.52	0.08	0.16	0.60	0.17	Следы	0.0
	11	145—155	7.2	0.347	0.47	1.47	3.31	2.19	0.17	0.05	2.84
329 Прирусловая часть	1	5—15	7.2	0.119	0.62	0.06	0.04	0.60	0.13	0.37	0.0
	4	39—47	7.2	0.039	0.48	0.03	0.14	0.60	0.08	0.13	0.0
	8	86—96	7.2	0.046	0.59	0.06	0.16	0.40	0.30	0.02	0.09

поражены черным раком. До 1957 г. деревья этого сорта давали хороший урожай. Особенно щедро они плодоносили в 1956 г. Более раннее отмирание деревьев Пепина литовского, как и в предыдущих примерах, объясняется скороплодностью.

Повышенная солевыносливость сорта Уваринское связана, по-видимому, с его местным происхождением, с большей приспособленностью к условиям почвенного засоления в районе с. Увары. Тем не менее полностью солеустойчивым этот сорт считать нельзя; на слабо засоленной почве он ускоренно проходит старшие возрастные периоды, так как в период плодоношения его устойчивость недостаточна. По возрасту деревья сорта Уваринское в межбугорье вдвое моложе, чем на прирусловье, но по возрастному состоянию близки к ним (табл. 8).

ТАБЛИЦА 8

Состояние деревьев яблони и айвы в садах колхоза «Путь Ленина» Травинского района в 1957 г.

Порода и сорт	Период жизни	Количество деревьев (в %)					
		здоровых			больных	выпады	
		сильных	средних	слабых		до 1956 г.	в 1956—1957 гг.
Сад в межбугорье; почва и грунтовые воды засолены; возраст 25 лет							
Яблоня							
Уваринское	V	0.0	4.8	38.1	33.3	23.8	0.0
Пепин литовский	VII	0.0	0.0	2.0	38.0	42.0	18.0
Ренет сасыкольский	V, VIII	0.0	0.0	3.0	27.3	36.4	33.3
Айва							
Скороспелка	V	21.0	36.9	15.8	15.8	10.5	0.0
Масленка ранняя	V	20.0	46.7	20.0	6.7	0.0	0.0
Сад на прирусловой части; почва незасолена, грунтовые воды пресные; возраст 45 лет							
Яблоня Уваринское	VI	58.0	27.5	11.3	3.2	0.0	0.0

[1] Определение pH по Алямовскому, состава водной вытяжки — по Гедройцу, $Na^{\cdot}$ и $K^{\cdot}$ — на пламенном фотометре.

Созданные в условиях почвенного засоления в дельте р. Волги местные сорта айвы обладают такой степенью устойчивости, что не страдают от засоления в те периоды, когда тенденция плодоношения доминирует, а рост ослаблен. В данном случае айва реагировала на засоление лишь сокращением долговечности плодовых веточек. Последняя у Скороспелки равна 3—4 годам, у Масленки ранней 2—3 годам, т. е. на два года меньше, чем на незасоленных почвах аналогичного строения при тех же гидрологических и агротехнических условиях.

В повышенной солевыносливости яблони сорта Уваринское и солеустойчивости местных сортов айвы отразился, по-видимому, процесс приспособления к засоленности в филогенезе, который обстоятельно изучен А. А. Шаховым (1956).

Факты понижения солеустойчивости плодовых растений с увеличением их возраста достаточно освещены в литературе. Ф. И. Пехото (1948) установил, что на слабо засоленных почвах Сталинградской области деревья яблони до 15—20 лет нормально развиваются, а потом начинают медленно (в течение 2—3 лет) засыхать. Подобные же выводы сделал А. И. Молчанов (1937). Многочисленные случаи хорошего состояния различных сортов яблони в молодом возрасте и их гибель на 10—15-й год после посадки на засоленных щелочных почвах отметили С. Ф. Неговелов и В. Ф. Вальков (1957, 1958, 1959). Из зарубежных исследователей особое внимание на возрастную изменчивость солеустойчивости обратил Бефтинк (Beeftink, 1955). Материалы обследования садов в Голландии на почвах, засоленных при прорыве дамб морской водой в 1953 г., не позволили ему четко проследить эволюцию устойчивости яблони и груши в связи с возрастом, но создали впечатление о меньшей устойчивости яблони в возрасте 20—25 лет и старше. Дорсман и Ваттель (Dorsman, Wattel, 1951), отметили более высокую солеустойчивость молодых деревьев по сравнению со старыми в садах Голландии после их затопления морем в годы Второй мировой войны, хотя не связали этого факта с возрастными изменениями.

Все изложенные данные собраны путем изучения возрастных реакций стадийно зрелых растений, полученных не из семян, а вегетативным путем. По этой причине начальный отрезок постэмбрионального развития выпал из нашего исследования. Не ставя своей задачей полное изучение онтогенетической и, в частности, стадийной изменчивости солеустойчивости древесных растений семенного происхождения, мы должны, тем не менее, отметить ее большое сходство с возрастной изменчивостью у вегетативно размножаемых пород и сортов. Ряд фактов из практики лесоводства, относящихся к этому вопросу, обобщил в своей работе А. А. Шахов (1951) (данные Л. Т. Земляницкого, Ф. С. Черникова, Т. Ф. Якубова). О катастрофической гибели 30-летних парковых деревьев на засоленной почве сообщил В. В. Акимцев (1958).

Анализ онтогенетической изменчивости солеустойчивости древесных поликарпических растений позволяет сделать вывод о том, что она повышается в начальные периоды жизни, когда преобладают ростовые процессы, и понижается в более поздние периоды, когда доминируют процессы плодоношения (размножения), а рост ослабевает. Причиной понижения устойчивости является, по-видимому, истощение растений в результате формирования плодов и семян. Биологические особенности растений, скорость онтогенетического развития, соотношение процессов роста и плодоношения оказывают прямое влияние на степень солеустойчивости в отдельные периоды жизни. У плодовых растений резкое падение солеустойчивости обычно наступает в период плодоношения, но оно может наблюдаться также в период плодоношения и роста, если сорт отличается сильно выраженной периодичностью плодоношения. Восстановитель-

ный рост в старшие возрастные периоды временно повышает устойчивость.

Существование прямой взаимосвязи между солеустойчивостью и соотношением процессов роста и плодоношения подтверждается фактами развития двудомности у древесных растений с доминированием мужских особей, причем они расселяются на более засоленных, а женские — на менее засоленных участках (Шахов, 1956). В свете отмеченной нами взаимосвязи бо́льшая солеустойчивость мужских особей объясняется более выраженной у них тенденцией роста и меньшей тратой питательных веществ на воспроизведение потомства.

В некоторых случаях наблюдаются отклонения от вышеописанной динамики солеустойчивости. Они связаны не с онтогенезом, а с влиянием экологических условий. Д. И. Баулин и К. И. Ширяев (1939), например, отметили хорошее состояние взрослых кустов винограда на солончаковой почве, где молодые кусты погибали. Причина этого — расположение корней взрослых кустов в более глубоких, менее засоленных горизонтах.

Среди специалистов распространено представление, что понижение солеустойчивости у взрослых растений связано с проникновением корней до соленосных горизонтов. В отдельных случаях это явление может иметь место, но, как правило, корни достигают засоленных горизонтов значительно раньше, чем начинается страдание деревьев. Рост корней опережает рост надземной части. По данным А. П. Драгавцева (1956), яблоня между 8 и 12 годами осваивает корнеобитаемые горизонты чернозема на всю их глубину. Раскопки, произведенные нами, показали, что корни деревьев уже в период роста углубляются до засоленных горизонтов. Глубина распространения корней яблони в период роста и плодоношения та же, что и в более поздние периоды, а солеустойчивость, как показано выше, различна.

В связи с наличием онтогенетической динамики солеустойчивости порог токсичности солей рискованно определять в начальные возрастные периоды жизни древесных поликарпических растений. В период роста и в период роста и плодоношения (за исключением времени, необходимого для регенерации утраченных при пересадке дерева органов, и, возможно, для начальных стадий постэмбрионального развития) порог токсичности солей выше, чем в старших возрастных периодах. Разнобоем в сроках определения солеустойчивости на протяжении онтогенеза можно в известной мере объяснить ее большую амплитуду по данным различных исследователей. А. И. Молчанов (1937), С. Ф. Неговелов и В. Ф. Вальков (1959), Р. Х. Лауридж (Лаборатория засоленных почв США) (см.: Magistad, 1945; Торн и Петерсон, 1952; Heyward, 1955; Хейуорд и Бернштейн, 1959, и др.) считают, что плодовые сады можно закладывать при минимальной засоленности почвы. Напротив, А. П. Оганесян (1953, 1954), Е. Г. Бисти (1958), Я. З. Клейнерман (1958) допускают возможность выращивания многих плодовых растений на средне и даже сильно засоленных землях.

Солеустойчивость растений зависит от степени истощения деревьев (при доминировании процессов плодоношения над ростом) и ряда неблагоприятных факторов, сопутствующих засоленности (водно-воздушный режим почвы, уровень и качество грунтовых вод и т. п.).

В зависимости от степени понижения солеустойчивости, как и устойчивости вообще, мы выделили следующие 4 типа реакций у деревьев: 1) сокращение продолжительности жизни плодовых ветвей; 2) отмирание части скелетных ветвей в сочетании с сильным восстановительным ростом; 3) отмирание части скелетных ветвей без восстановительного роста; 4) отмирание всей кроны дерева.

В садах, где солеустойчивость деревьев недостаточна, обычно отмечаются реакции второго и третьего типа. Солеустойчивыми необходимо

считать те деревья, которые в период плодоношения реагируют на засоленность не более, чем сокращением долговечности плодовых ветвей.

Отмеченная выше зависимость между солеустойчивостью и динамикой роста и плодоношения в нормальных условиях делает понятным явление уменьшения солеустойчивости при действии неблагоприятных экологических факторов и позволяет наметить пути ее регулирования. Рассматривая развитие солеустойчивости как процесс активного физиологического приспособления к засоленности почвы (Шахов, 1956), человек может влиять на этот процесс регулированием экологических условий, с одной стороны, и динамики роста и плодоношения, с другой. При одинаковой засоленности почвы солеустойчивость тем выше, чем лучше другие условия существования (свет, тепло, воздух, вода, пища) и чем больше преобладание (до определенного оптимума) процессов роста.

Применительно к плодоводству задача повышения солеустойчивости в онтогенезе должна решаться на основе максимального увеличения продолжительности периода плодоношения и роста (по П. Г. Шитту). Для этого необходимо создание экологических (агротехнических) условий, способствующих активному росту (обеспечение оптимального водно-воздушного и пищевого режима почвы), недопущение чрезмерного сдвига соотношения роста и плодоношения в сторону последнего процесса (применение омолаживающей обрезки, нормирование урожая) и устранение иных причин, вызывающих истощение деревьев (борьба с вредителями и болезнями с целью сохранения листьев и т. п.).

В заключение отметим, что в пойменных почвах Нижнего Поволжья концентрация хлор-иона 0.03%, как правило, токсична для яблони в период плодоношения, а концентрация 0.04% — в период плодоношения и роста.

Выводы

1. Солеустойчивость древесных растений на протяжении онтогенеза не остается постоянной. Она увеличивается в те возрастные периоды, когда преобладают процессы роста, и уменьшается при доминировании функции плодоношения (размножения).

2. В связи с неодинаковой скоростью онтогенетического развития динамика солеустойчивости у различных пород и сортов не совпадает.

3. Установлены четыре типа реакции плодовых растений, связанные с уменьшением их устойчивости в старших возрастных периодах. Солеустойчивыми необходимо считать те плодовые растения, которые в период плодоношения реагируют на засоленность, самое большее — сокращением долговечности плодовых ветвей.

4. Рекомендация о допустимом содержании солей в почве должна основываться прежде всего на оценке реакции растений на засоленность в период плодоношения.

5. Регулирование солеустойчивости древесных растений в онтогенезе возможно путем изменения экологических условий и мероприятий, вызывающих сдвиг процессов роста и плодоношения в нужном направлении.

ЛИТЕРАТУРА

Акимцев В. В. (1953). Об орошении садов и виноградников в условиях Ростовской области. Виноградарство и садоводство Дона, 7. — Баулин Д. И., К. И. Ширяев. (1939). Виноградное растение в условиях осолонения почвы. Тр. Узб. опытн. ст. виноградарства, 1. — Бисти Е. Г. (1958). Плодовый сад в пойме. — Вальков В. Ф., С. Ф. Неговелов. (1959). О некоторых ошибочных трактовках почвенно-грунтовых условий произрастания садов. Сад и огород, 4. — Девятов А. С. (1954). Почвенно-биологическое обследование садов в сырьевых зонах консервной промышленности Сталинградской области. Тр. Всес. н.-и. инст. консервн. пром.,

IV. — Девятов А. С. (1955). Плодоводство в Сталинградской области. — Девятов А. С. (1958). Солонцеватость в почвах Волго-Ахтубинской поймы. Докл. научн. конф. Сталинградск. с.-х. инст., (1957). — Драгавцев А. П. (1956). Яблоня горных обитаний. — Клейнерман Я. З. (1958). Почвы приморских районов УССР и их использование под плодовые культуры. Тр. Почв. инст. им. В. В. Докучаева, 54. — Ковальская Е. М. (1958). Изменение солеустойчивости растений в онтогенезе. Физиолог. раст., 5, 5. — Кренке Н. П. (1940). Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. — Молчанов А. И. (1937). Естественно-исторические условия края. В кн.: Плодоводство. Саратовская плодоовощная опытн. станция. — Неговелов С. Ф. (1957). Выбор участков под сады в Краснодарском крае. В кн.: Достижения научных учреждений по садоводству и виноградарству. — Неговелов С. Ф., В. Ф. Вальков и др. (1958). Выбор почвы и организация территории садов и виноградников. — Оганесян А. П. (1953). О солеустойчивости некоторых плодовых культур. Бот. журн., 5. — Оганесян А. П. (1954). О солеустойчивости плодовых культур. Сад и огород, 7. — Петросян Г. П. (1957). Некоторые данные о солеустойчивости виноградной лозы. Сб. тр. молод. научн. работников Минист. с. х. Арм. ССР. — Пехото Ф. И. (1948). Корневая система плодовых растений в связи с почвенно-грунтовыми условиями садов Нижнего Поволжья. Диссертация. — Проценко Д. П. (1956). Порівняльна характеристика солестійкості плодових дерев. — Сергеев Л. И. (1953). Выносливость растений. — Соколов Н. И. (1914). Исследование солонцеватости почвы под садами и огородами Астраханской губ., ч. I и II. — Строгонов Б. П. (1958). Растения и засоленные почвы. — Торн Д., Х. Петерсон. (1952). Орошаемые земли. — Хейуорд Х., Л. Бернштейн. (1959). Факторы, влияющие на рост растений на засоленных почвах. Сельск. хоз. за рубежом, сер. земледелие, 9. — Шахов А. А. (1950). Приспособления к засоленности почвы у растений. В сб.: Растение и среда, II. — Шахов А. А. (1951). Современное состояние вопроса об отношении древесных и кустарниковых пород к засолению почв. В сб.: Научные вопросы полезащитного лесоразведения. — Шахов А. А. (1956). Солеустойчивость растений. — Шитт П. Г. (1930). Метод и программа биологического обследования плодовых насаждений. — Шитт П. Г. (1936). Введение в агротехнику плодоводства. — Шитт П. Г. (1952). Биологические основы агротехники плодоводства. — Beefting W. G. (1955). Sensitivity to salt of inundates fruit crops. Netherlands Journ. of Agricult. Sci., 57, 1. — Dorsman C., M. Wattel. (1951). Zoutschade bij Twinbouwgewassen. Onderzoek., 57, 8. — Heyward H. E. (1955). Factors affecting the salt tolerance of horticultural crops. 14-th Intern. Hort. Congress. Report, 1. — Magistad O. C. (1945). Plant growth relations on saline and alkali soils. Bot. Rev., 11.

Белорусский
научно-исследовательский институт
плодоводства, овощеводства и картофеля,
г. Минск.

VARIATIONS OF SALT TOLERANCE OF ARBOREOUS PLANTS IN THE COURSE OF ONTOGENY

By A. S. Deviatov

SUMMARY

Salt tolerance of same polycapric arboreous plants, in particular, of fruit trees was shown to be relatively high during the early periods of life when the processes of vegetative growth prevail and to decrease at later periods characterized by the prevalence of processes associated with fructification. Apparently the direct cause of the decrease of salt tolerance is the emaciation of trees resulting from the exhaustion of nutritive substances spent of the formation of fruits and seeds. The dynamics of salt tolerance varies from species to species in consequence of the different rate of ontogenetic development. Four types of response of fruit trees to salts content in the soil are distinguished differing in the degree of the decrease of salt tolerance with age. Those tree species the response of which to excessive salts content involves no graver effects than the decrease of longevity of fruit-bearing branches are considered by the author to be the most salt tolerant.

On the basis of the data obtained practical recommendations are proposed concerning the maximum permissible salts content in the soil for different fruit trees and the artificial control of salt tolerance of trees.

С. С. Скворцов

ДИНАМИКА ВЫДЕЛЕНИЯ ЛЕТУЧИХ ВЕЩЕСТВ У НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

(Получено 8 VII 1960)

Летучие вещества, продуцируемые растениями, представляют собой комплекс преимущественно органических, легко испаряющихся и газообразных соединений; среди них встречаются также неорганические соединения типа синильной кислоты, аммиака и некоторые другие.

К летучим соединениям можно отнести представителей следующих типов органических соединений: спиртов с низким молекулярным весом, некоторых альдегидов, кетонов, кислот, эфиров, аминов, ароматических и алифатических углеводородов.

Известно также много органических соединений, которые улетучиваются с парами воды и, следовательно, могут выделяться поврежденными клетками; не исключена возможность испарения таких веществ через межклеточные пространства и устьица.

Сказанное свидетельствует о том, что природа летучих соединений весьма разнообразна и связана с типом обмена веществ растений.

При выяснении природы летучих органических выделений и их роли в природе сложился в известной мере односторонний подход; среди выделений искали, отдавая дань запросам медицины и производства, главным образом антимикробные вещества, выполняющие защитную функцию.

Однако летучие вещества растительного происхождения, если рассматривать их значение в экологическом и фитоценологическом плане, играют в природе значительно более многообразную роль; достаточно указать на работы Молиша (Molisch, 1937), Н. Г. Холодного (1944, 1949), М. М. Мейселя и Н. П. Трофимовой (1946), С. И. Чернобривенко (1956), Г. Грюммера (1957), В. М. Билай и В. Е. Заневич (1957).

В этих исследованиях показано, что летучие вещества могут использоваться микроорганизмами и растениями как энергетический и пластический материал, принимать участие в синтезе некоторых витаминов, в избирательном оплодотворении, способствовать снятию покоя у почек и играть роль в других физиологических процессах.

Термин фитонциды был предложен Б. П. Токиным первоначально применительно только к летучим выделениям растений. Токин (1957) указывал, что фитонциды выполняют в природе разнообразную роль, не обязательно связанную с защитными функциями; фитонциды рассматривались им с точки зрения взаимоотношений растений друг с другом и с животными. Проблема фитонцидов ставилась, таким образом, как эколого-эволюционная.

Понятие фитонциды в дальнейшем было распространено Токиным и на тканевые вещества растений, находящиеся в клеточном соке. Приходится отметить, что среди ученых нет единообразия в трактовке этого понятия. Так, В. Г. Дроботько (1958) считает целесообразным, главным

образом ради удобства, тканевые вещества, извлекаемые растворителями, называть антимикробными, а термин фитонциды сохранить только для летучих выделений растений. Однако известно, что тканевые вещества могут проявлять двоякое действие — как путем контакта, так и на расстоянии — за счет улетучивающихся компонентов.

Широкий подход к выяснению роли растительных выделений в природе и, в частности, летучих выделений проявляется в работах физиологов растений. Одним из новых направлений в изучении выделений является аллелопатия, исследующая взаимное влияние растений. В работах некоторых физиологов для обозначения летучих веществ используются новые термины. Так, Н. Г. Холодный (1949) называет летучие вещества, выделяемые проростками, атмовитаминами. Г. А. Санадзе (1956) предлагает для обозначения летучих и газообразных веществ, продуцируемых интактными (неповрежденными) листьями, термин фитогенные вещества.

Нам представляется, что подразделение летучих веществ на фитонциды и фитогенные вещества имеет основание, если учесть, что помимо разницы в токсичности имеются различия и в характере биохимических процессов, участвующих в продукции летучих веществ, принадлежащих к этим двум группам. Источником выделений фитонцидов является поврежденная теми или иными физическими или же биологическими факторами растительная ткань. Необходимо иметь в виду, что используемое для определения активности фитонцидов измельчение живых частей растения нарушает согласованность биохимических процессов в клетках и приводит к развитию явлений автолиза. Что же касается фитогенных летучих веществ, то они выделяются неповрежденными, нормально функционирующими клетками и тканями. Несомненно, что деление летучих веществ на две указанные группы до некоторой степени условно, так как в природе едва ли можно найти ткани и клетки, совершенно не испытывающие влияния повреждающих факторов.

Выделение летучих веществ типа фитогенных было установлено Молишем (1937) и Н. Г. Холодным (1944) по биологическим реакциям соответствующих тест-объектов; но природа этих выделений оставалась неизученной.

В последнее время появились исследования (Санадзе, 1956, и другие авторы), в результате которых были выделены некоторые компоненты летучих веществ, выяснена их химическая природа и установлены количественные соотношения в комплексе продуцируемых растениями органических соединений. Эти исследования потребовали разработки новых методик и применения сложных приборов, так как летучие вещества выделяются в чрезвычайно малых количествах и зачастую являются нестойкими. Исключительный интерес имеют наблюдения Г. А. Санадзе, свидетельствующие о том, что выделение летучих фитогенных веществ происходит только на свету и прекращается в темноте. В этих работах наблюдается прогресс в выяснении механизма продуцирования летучих веществ растениями.

Летучие фитонциды, активность которых определяется по действию на расстоянии измельченных живых тканей на простейших или микроорганизмы, по своей природе чрезвычайно разнообразны и очень мало изучены.

Необходимо отметить следующие особенности летучих фитонцидов: 1) наблюдается широкая распространенность феномена выделения летучих веществ растертыми тканями. Согласно Б. П. Токину, в результате исследования 600 растений летучие фитонциды были обнаружены у 83%; 2) в ряде случаев при сопоставлении эффективности летучих и тканевых фитонцидов у одного и того же растения оказывается, что активность первых превышает активность вторых; 3) длительность продуцирования ле-

тучих веществ довольно значительна: выделение их удается наблюдать в течение ряда часов, а в некоторых случаях, в условиях непрерывного тока воздуха, даже в течение 5—7 дней. Динамика продуцирования летучих веществ свидетельствует о том, что образование их связано с длительно протекающими биохимическими, ферментативными процессами.

Первоначально внимание исследователей фитонцидов было обращено на эфирные масла, которым и приписывалась основная роль в бактерицидном эффекте. Однако от этого представления пришлось отказаться, так как фитонцидная активность наблюдалась и у многих растений, не имеющих эфирных масел. Кроме того, К. Л. Стуккей (1951) удалось показать, что после удаления эфирных масел или железок, содержащих эти масла, фитонцидная активность сохраняется.

Таким образом, выделение летучих фитонцидов нельзя свести к испарению и диффузии эфирных масел; продукция фитонцидов обусловлена, по всей вероятности, разнообразными физическими и биохимическими процессами.

Нам представляется, что выделение летучих фитонцидов из растертой растительной ткани может происходить: 1) в результате диффузии легко испаряющихся веществ типа эфирных масел, терпенов и др.; 2) вследствие летучести с парами воды ряда органических веществ, выделяющихся из размельченной растительной ткани (степень летучести этих веществ определяется упругостью их паров); 3) в результате новообразования и выделения веществ при ферментативных реакциях в автолизируемой ткани. В одних случаях — это гидролитические реакции, приводящие к отщеплению летучих аглюконов (например, расщепление амигдалина с выделением синильной кислоты и бензальдегида листьями черемухи). В других случаях образование летучих веществ может происходить в результате окислительно-восстановительных процессов, протекающих в разрушенных тканях. В результате действия дегидраз и полифенолоксидаз могут образоваться летучие кислоты, альдегиды, кетоны и спирты, которые нередко обусловливают наблюдаемый бактерицидный эффект.

Выделение летучих веществ при ферментативных реакциях, в частности окислительно-восстановительных, дает возможность понять причину широкой распространенности их у растений самых различных семейств. Выделение летучих веществ в ответ на повреждение тканей является первой линией обороны растений и этот процесс следует понимать как проявление неспецифического иммунитета.

Среди летучих веществ, выделяемых размельченными тканями различных растений, нам (Скворцов, 1957) удалось обнаружить при помощи реакций с фуксинсернистой кислотой, димедоном и динитрофенилгидразином вещества альдегидной природы. Известно, что альдегиды обладают токсичностью и бактерицидностью; летучие альдегиды, а также продукты их окисления — кислоты — являются, как нам кажется, компонентами комплекса летучих веществ, определяющих фитонцидный эффект.

В данной работе были поставлены следующие задачи: 1) проследить динамику выделения летучих органических соединений интактными листьями некоторых древесных растений; 2) определить содержание альдегидов в летучих выделениях интактных и растертых листьев; 3) установить содержание летучих органических кислот в листьях в течение летнего сезона.

С целью изучения способности древесных растений продуцировать летучие органические соединения были проведены определения этих веществ в пробах листьев, собранных с деревьев в течение вегетационного сезона (1957—1958 гг.). Пробы листьев помещались в приемник, через который с помощью водоструйного насоса пропускался ток воздуха; объем воздуха учитывался в большинстве случаев газовым счетчиком. Для

определения летучих органических веществ был применен метод поглощения их крепкой серной кислотой с последующим окислением до углекислого газа, который улавливался раствором барита. Таким образом, по количеству CO_2 можно было судить о продуцировании листьями летучих веществ. На каждой пробе листьев, отделенных от растения, проводилось два последовательных определения, причем воздух просасывался в течение 20—24 часов со скоростью 4—6 литр/час. В таблицах этой статьи приводятся данные за первые сутки; во вторые сутки количество летучих выделений закономерно снижалось.

После пропускания тока воздуха, содержащего летучие выделения, серная кислота в поглотителе приобретала различную окраску в зависимости от объекта исследования.

Интересно, что в большинстве случаев в поглотителе с серной кислотой можно было обнаружить запах, напоминающий нефтяные погоны. Это свидетельствовало о наличии в выделениях углеводородов.

Определения производились на листьях тополя, дуба, березы, черемухи и выборочно, в целях сравнения, на некоторых других породах.

Среди лиственных пород по величине продукции летучих соединений на первом месте стоит тополь; в период развертывания почек (проба 15 мая) отмечено наибольшее выделение летучих веществ, соответствующее 40.8 мг CO_2. Через две недели (в пробе от 28 мая) наблюдается еще значительное выделение (12.6 мг) этих веществ молодыми листьями. В дальнейшем, с июня месяца, интенсивность выделений заметно уменьшается.

Молодые мелкие листья березы и дуба в конце мая и начале июня продуцируют примерно такое же количество летучих веществ, как и листья тополя в мае. В последующих пробах наблюдается резкое уменьшение количества летучих соединений. Молодые листья черемухи выделяли небольшое количество летучих веществ.

Очень много летучих веществ, как и следовало ожидать, образуют хвойные породы. У сосны отмечено очень большое выделение их (порядка 47—49 мг CO_2 в пробах от 18 июня и 3 июля 1957 г.) в теплую солнечную погоду из молодых побегов. На таких побегах иглы очень сближены, а ткани побега, еще не образовавшие плотных защитных покровов, выделяют летучие вещества наряду с иглами. Отделенные от веток годовалые иглы прошлого сезона продуцируют летучих веществ значительно меньше, чем молодые побеги.

В нескольких случаях было сопоставлено количество летучих веществ, продуцируемое одинаковыми навесками целых и размельченных листьев и побегов. Размельченные листья, как и можно было ожидать, выделяют во много раз больше летучих веществ, чем целые. Так, например, 1 октября целые листья дуба выделили 1.65 мг CO_2, а размельченные — 14.0 мг; молодые целые побеги сосны 23 июня выделили 9.5 мг CO_2, а размельченные — 237.0 мг.

Из анализа помещенных в табл. 1 данных можно сделать следующие выводы.

Летучие органические вещества продуцируются не только хвойными породами, обладающими эфирными маслами, но и лиственными. Среди них на первом месте стоит тополь, далее идут береза и дуб. У исследованных пород молодые, еще не вполне развившиеся листья с тонкими покровными тканями, выделяют больше летучих веществ, чем сформированные, более старые.

Весна и начало лета являются периодом, когда воздух наиболее богат летучими выделениями растений; к осени продуцирование этих веществ растениями значительно уменьшается.

Нами было произведено определение некоторых компонентов летучих выделений в размельченных листьях. Ранее мы обнаружили при помощи

ТАБЛИЦА 1

Количество поглощенных серной кислотой летучих органических соединений (в мг CO_2 на 100 г сырого веса листьев или побегов и 100 литров воздуха)

Дата	Условия погоды: температура (°С)	Условия погоды: облачность	Этапы развития	Мг CO_2
			Тополь	
15 V	—	—	Мелкие распускающиеся листочки	40.85
28 V	16	—	Мелкие молодые листья	12.60
12 VI	—	—	Сформировавшиеся листья	2.50
4 VII	—	—	Сформировавшиеся листья	1.48
6 VIII	14	Ясно	Сформировавшиеся листья	2.28
21 VIII	11	Пасмурно	Сформировавшиеся листья	4.93
3 X	4	»	Сформировавшиеся листья	0.53
23 X	2	—	Сформировавшиеся листья	1.43
			Береза	
26 V	—	—	Мелкие распускающиеся листочки	12.75
10 VII	18	Облачно	Сформировавшиеся листья	0.55
12 VIII	14	Ясно	Сформировавшиеся листья	3.40
28 VIII	13	Пасмурно	Сформировавшиеся листья	2.90
26 IX	7	—	Желтеющие листья	0.90
			Дуб	
2 VI	—	—	Мелкие распускающиеся листочки	11.0
19 VI	20	Ясно	Сформировавшиеся листья	2.80
12 VII	—	»	Сформировавшиеся листья	1.03
13 VIII	18	»	Сформировавшиеся листья	2.00
9 IX	12	»	Сформировавшиеся листья	1.00
30 IX	15	—	Листья частично желтеют	1.65
			Сосна [1]	
9 VI	—	Ясно	Молодые побеги	21.4
18 VI	—	—	Молодые побеги	49.3
3 VII	—	—	Молодые побеги	47.0
9 VI	—	—	Иглы прошлого сезона	11.8
18 VI	—	—	Иглы прошлого сезона	22.2
3 VII	—	—	Иглы прошлого сезона	14.7

реакции летучих выделений на фуксинсернистую кислоту, что одним из компонентов их являются альдегиды. После ряда опытов мы остановились на следующих специфических реактивах для количественного определения альдегидов в летучих выделениях: 1) водный раствор димедона, 2) раствор динитрофенилгидразина в 2N растворе соляной кислоты.

В течение двух сезонов проводились определения количества альдегидов. С этой целью мы создавали ток воздуха над измельченными листьями, который затем пропускался через пористую стеклянную пластинку, помещенную в поглотитель с динитрофенилгидразином или димедоном. Осадок альдомедонов и гидразонов промывался, высушивался и взвешивался. Навеска растертых листьев составляла обычно 30 г.

[1] Определения у сосны произведены без газового счетчика. Расчет в мг CO_2 на 100 г.

При определении количества летучих альдегидов мы столкнулись с интересным явлением длительного продуцирования этих соединений растертой массой листьев. Как видно из табл. 2, листья черемухи и тополя непрерывно образовывали альдегиды в течение 5—7 суток.

Длительность продуцирования альдегидов свидетельствует о том, что эти соединения постоянно образуются в результате ферментативных реакций. В отношении листьев черемухи известно (Драбкин, 1954), что они содержат глюкозид амигдалин, ферментативно расщепляющийся на синильную кислоту и бензальдегид; что же касается листьев других древесных пород (дуб, береза, тополь), то литературных данных о наличии в них запасов глюкозидов мы не нашли.

ТАБЛИЦА

Динамика выделения летучих альдегидов листьями (количество альдегидов в мг гидразонов на 100 г сырого веса и 100 литров воздуха) [1]

Дата	Тополь	Дата	Черемуха
23 X	107.6	12 IX	128.6
25 X	79.0	13 IX	223.3
26 X	50.3	15 IX	179.0
27 X	25.0	16 IX	89.3
28 X	23.6	17 IX	62.0
		18 IX	74.3
		19 IX	58.0

Проведя специальные опыты с листьями тополя, мы установили, что быстрое убывание растертой массы их в парах воды приводит к прекращению выделения альдегидов. Альдегиды также не выделяются, если ток воздуха заменить углекислотой.

Как мы выяснили, размельченные иглы, листья всех деревьев, послуживших объектами данного исследования, а также листья многих других растений в течение продолжительного времени способны продуцировать летучие альдегиды. Это дает основание для заключения, что альдегиды выделяются в результате вторичных ферментативных реакций. Альдегиды, в частности ацетальдегид, являются промежуточными продуктами многих реакций обмена веществ растений.

В целях установления природы альдегидов, осаждаемых динитрофенилгидразином из летучих выделений растертых листьев, была проведена разгонка гидразонов на ацетилированной бумаге по методу М. Б. Неймана и др. (1951). В качестве «свидетелей» были взяты гидразоны формальдегида, ацетальдегида и бензальдегида. Среди летучих альдегидов ряда растений четко выявилось пятно, соответствующее ацетальдегиду.

Постоянное выделение летучих альдегидов размельченными листьями разнообразных растений совпадает с определенным биологическим эффектом — фитонцидной активностью летучих фракций (проявляющейся в той или иной степени у всех растений). Поэтому мы полагаем, что выделение альдегидов является неспецифической защитной реакцией на повреждение растительных клеток. Известно, что эти вещества обладают в той или иной степени бактерицидными свойствами.

На данном этапе нашей работы можно высказать предположение, что альдегиды образуются в результате ферментативных реакций с участием дегидрогеназ, например алкогольдегидрогеназы; возможно образование их при участии карбоксилазы. В случае наличия глюкозидов типа амигдалина (черемуха) отщепление альдегида происходит вследствие действия глюкозидазы.

Несомненно, кроме альдегидов, являющихся одним из постоянных компонентов летучих выделений, продуцируются и другие соединения, имеющие аналогичное действие — органические кислоты, сложные эфиры и др.; доля их участия в фитонцидном эффекте остается пока мало изученной.

[1] Всего было пропущено 488 литров воздуха над навеской листьев тополя и 305 литров над навеской черемухи.

Попытки обнаружить альдегиды в выделениях из интактных листьев оказались неудачными; при использовании принятой методики мы могли в лучшем случае установить наличие лишь их следов. Выделения неповрежденных листьев и целых растений с помощью билогических тестов изучались М. А. Комаровой (1957), Б. С. Драбкиным и А. М. Думовой (1957), В. Я. Родиной (1957). Указанными авторами установлено бактериостатическое и бактерицидное действие этих выделений, которое, возможно, обусловлено не альдегидами, а другими соединениями. Таким образом, выделения иптактных листьев в какой-то степени отличаются от выделений размельченных листьев.

Для изучения состава летучих веществ, продуцируемых интактными листьями, необходим более тонкий метод — масс-спектрометрический. Этот метод впервые применили для указанных целей Г. А. Санадзе и Г. М. Долидзе (1958). Они установили наличие ряда углеводородов в выделениях растений.

Если обратиться к данным табл. 3, характеризующим интенсивность продукции альдегидов листьями различных растений в течение вегетационного периода, то можно прийти к следующим выводам.

ТАБЛИЦА 3

Сезонная динамика выделения летучих альдегидов растертыми листьями различных древесных пород (количество альдегидов в мг гидразонов на 100 г сырого веса и 100 литров воздуха)

Дата	Этапы развития	Мг гидразонов
Черемуха		
31 V	Молодые листья	71.3 [1]
2 VII	Сформировавшиеся листья	317.0
12 IX		128.6
Тополь		
28 IV	Молодые листья	27.6 [1]
13 VI	Сформировавшиеся листья	69.6
18 VII		108.3
21 VIII		107.3
23 X		107.6
Дуб		
19 VI	Сформировавшиеся листья	25.3
13 VIII		18.6
11 IX		61.0
30 IX	Желтеющие листья	12.0 [1]
Береза		
27 V	Распускающиеся листочки	7.3 [1]
16 VI	Сформировавшиеся листья	220.0
10 VII		242.0
12 VIII		175.0
29 IX	Желтеющие листья	31.3
Сосна		
24 VI	Молодые побеги	38.3
6 X	Сеголетние иглы	9.3

[1] Определения альдегидов в листьях черемухи, тополя, дуба и березы производились без счетчика.

Альдегиды продуцируются всеми исследованными растениями в большем или меньшем количестве. Молодые, не вполне развившиеся листья, выделяют меньше альдегидов, чем сформировавшиеся, пока последние сохраняют нормальную окраску. Желтеющие осенние листья образуют значительно меньше альдегидов, чем зеленые.

Среди исследованных растений первое место по продукции альдегидов занимают лиственные породы, значительно меньше этих соединений продуцируют хвойные (сосна).

Наибольшее количество альдегидов образует черемуха, что следует объяснить наличием глюкозида амигдалина в ее листьях. Значительные количества альдегидов обнаружены в летучих выделениях березы и тополя.

Листья дуба продуцируют незначительные количества альдегидов. Большая фитонцидная активность его листьев объясняется, по-видимому, наличием в его летучих выделениях другого компонента.

Для характеристики состава летучих выделений листьев различных древесных пород интересно было получить данные о количестве летучих органических кислот, которые также обладают токсическим действием на микроорганизмы. С этой целью в течение летнего сезона брались пробы листьев, которые замораживались сухим льдом и растирались в ступке; далее, определенная навеска для экстракции кислот помещалась в 95°-й спирт; после удаления спирта навеска дополнительно экстрагировалась водой. В экстракте, после сгущения в слабо щелочной среде, определялись летучие кислоты. Для этого среда подкислялась и летучие кислоты отгонялись с водяным паром.

Ниже приводятся данные для черемухи, дуба, тополя и березы (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Изменение количества летучих органических кислот на протяжении вегетационного периода в листьях различных древесных пород (в мл 0.01 NKOH на 10 г сырого веса листьев)

Черемуха	Дата	31 V	21 VI	11 VII	30 IX	
	мл КОН	54.7	17.0	15.8	11.0	
Тополь	Дата	—	20 VI	4 VII	28 VIII	29 IX
	мл КОН	—	13.6	15.5	19.3	27.1
Дуб	Дата	3 VI	19 VI	3 VII	27 VIII	29 IX
	мл КОН	79.8	43.0	28.8	25.8	18.6
Береза	Дата	30 V	20 VI	4 VII	27 VIII	29 IX
	мл КОН	35.4	14.7	35.7	17.8	22.6

Содержание летучих кислот в листьях в течение лета снижается, достигая минимума в конце сентября. Некоторое увеличение количества их осенью в листьях тополя, вероятно, объясняется тем, что в последнюю пробу попали более молодые листья, сохранившиеся на побегах в конце сентября, в то время как более старые пожелтели и опали.

Наиблышее содержание летучих кислот приходится на первую пробу, когда листья еще молодые. Листья черемухи и тополя имеют меньше кислот, чем листья дуба.

Сопоставляя содержание в листьях исследованных пород летучих кислот с их способностью продуцировать летучие альдегиды, можно сделать заключение, что фитонцидная активность обусловлена различным сочетанием этих компонентов.

В летучих выделениях черемухи и тополя преобладают альдегиды и меньшая доля приходится на кислоты. В выделениях дуба, наоборот, наблюдается преобладание кислот.

Итак, в результате исследований нами установлено, что различные древесные породы отличаются друг от друга по интенсивности выделений летучих веществ интактными листьями. У всех изученных пород интенсивность выделений уменьшается к окончанию вегетационного периода, что указывает на связь их с возрастом и физиологическим состоянием листьев.

Среди компонентов летучих веществ, продуцируемых измельченными листьями, наиболее широко представлены альдегиды, в частности ацетальдегид. Они образуются в течение продолжительного времени в результате ферментативных реакций. Вещества эти обладают антимикробным действием. Длительное выделение альдегидов при повреждении клеток рассматривается нами как проявление естественного неспецифического иммунитета.

Определение содержания в листьях летучих органических кислот показало, что наиболее богаты ими молодые листья (особенно у дуба).

В комплексе летучих выделений, обладающих антимикробным действием, у одних пород (береза, тополь) основное значение имеют альдегиды, у других (дуб) — кислоты.

ЛИТЕРАТУРА

Билай В. М. и В. Е. Заневич. (1957). К вопросу о природе антагонизма грибов рода *Trichoderma* sp. Сб. «Антибиотики». — Грюммер Г. (1957). Взаимное влияние высших растений — аллелопатия. — Драбкин Б. С. (1954). О механизме действия фитонцидов черемухи. Биохим., 19. — Драбкин Б. С. и А. М. Думова. (1957). Об изучении фитонцидного действия живых растений. Сб. «Фитонциды, их роль в природе». — Дроботько В. Г. и др. (1958). Антимикробные вещества высших растений. — Комарова М. А. (1957). Экспериментальное изучение бактерицидных веществ растительного происхождения и их применение для дезинфекции воздуха. Сб. «Фитонциды, их роль в природе». — Мейсель М. М. и Н. П. Трофимова. (1946). Об использовании микроорганизмами летучих биокаталических веществ. ДАН СССР, 53, 6. — Нейман М. Б., В. Н. Левковский и А. Ф. Луковников. (1951). Хроматографическое разделение динитрофенилгидразонов на ацетилированной бумаге. ДАН СССР, 81, 5. — Родина В. Я. (1957). О фитонцидах эвкалиптов. Сб. «Фитонциды, их роль в природе». — Санадзе Г. А. (1956). О выделяемых растениями летучих органических соединениях. Сообщ. АН Груз. ССР, 17, 5. — Санадзе Г. А. и Г. М. Долидзе. (1958). Масс- спектрометрический анализ фитогенных веществ. Сообщ. АН Груз. ССР, 21, 2. — Скворцов С. С. (1957). К вопросу о компонентах летучих фитонцидов. Сб. «Фитонциды, их роль в природе». — Стуккей К. Л. (1951). О летучих фитонцидах и эфирных маслах. Природа, 12. — Токин Б. П. (1957). О роли фитонцидов в природе. Сб. «Фитонциды, их роль в природе». — Холодный Н. Г. (1944). Летучие выделения цветов и листьев как источник питания микроорганизмов. ДАН СССР, 43, 2. — Холодный Н. Г. (1949). Биологическое значение летучих органических веществ, выделяемых растениями. Кн. «Среди природы», 15. — Чернобривенко С. И. (1956). Биологическая роль растительных выделений и межвидовые взаимоотношения в смешанных посевах. — Evenari M. (1949). Germination inhibitor. Bot. Review, 15, 3. — Fisk G. a. D. Ezell. (1939). A method of estimating the volatile products liberated from stored fruit. J. Agr. Res., 58, 7 : 193. — Markoff M. W. (1948). Antibiotiques volatils, beta-antibiotique. La Presse Medicale, 74. — Molisch H. (1937). Der Einfluss einer Pflanze auf die andere-Allelopathie. Jena. — Okamoto T. (1958). Production of scald like injury by various volatiles. Bull. Fac. Agric. Hirosaki Univ., 4. — Vollrath R., L. Walton, C. Lindegren. (1937). Bactericidal Properties of Acrolein. Proceed. Soc. Exp. Biol. a. Med., 36, 1 : 55.

Первый ленинградский
медицинский институт.

DYNAMICS OF THE OUTPUT OF VOLATILE SUBSTANCES IN SOME ARBOREOUS PLANTS

By S. S. Skvortzov

SUMMARY

The output of volatile organic substances, absorbed by sulfuric acid, by the leaves of some tree species has been traced during one vegetative period as well as the dynamics of the output of volatile aldehydes by erushed leaves and of the content of volatile organic acids in the leaves.

Both the rate of the total output and that of the output of separate substances was shown to be changing with the age of leaves and dependent on their physiological condition.

П. М. Медведев

О ВЫНУЖДЕННОМ ПОКОЕ У РАСТЕНИЙ ХИБИН

С 1 рисунком

(Получено 8 VIII 1960)

В познании эколого-биологических особенностей дикорастущих растений особое место занимает изучение так называемого периода покоя — скрытой для глаз зимне-весенней ритмики их. Знание ее помогает выяснить не только сроки готовности растений к новой вегетации, но и приоткрывает завесу над историей того или иного вида.

Ритмике развития растений, в частности периоду покоя, посвящено немало работ, перечень которых приводится многими авторами (Лапшина, 1928; Мороз 1948; Серебряков, 1949, 1950; Цельникер, 1950; Сенянинова-Корчагина, 1954; Петровская, 1955, и др.). Ритмичность роста и развития — сложное явление. Оно зависит как от внутреннего состояния растения, его наследственной природы, истории вида, так и от внешних условий, от климатического ритма.

Как считают многие, термин «покой» неудачен; им обозначается такое состояние растения, когда у него отсутствует видимый рост, но некоторые ростовые процессы все же происходят. Поэтому период покоя у растений называют периодом скрытого, или эмбрионального роста (Цельникер, 1950). Причины явления покоя у растений еще недостаточно ясны, но многие данные говорят о том, что в их тканях в течение осени и зимы происходят сложные изменения обмена веществ, задерживающие рост (накопление инактиваторов, — см.: Молотковский, 1949), а весной обусловливающие интенсивные ростовые процессы (накопление нуклеиновых кислот, — см.: Петровская, 1955).

На первый взгляд кажется, что зимний период покоя у видов умеренной зоны обусловлен исключительно условиями осени и зимы. Действительно, некоторые растения при благоприятных условиях осенью способны к вторичному росту. Большинство же растений осенью, даже при благоприятных условиях, заканчивает рост. Зависимость периода покоя от условий среды у них проявляется в том, что для снятия покоя этим растениям нужна пониженная температура воздуха (Мороз, 1948).

Отдельные виды и экземпляры и даже различные части их могут иметь различную глубину и продолжительность покоя. Поэтому период так называемого органического или биологического покоя, когда даже повышенной температурой невозможно побудить растение к росту, может быть значительно короче холодного осенне-зимне-весеннего сезона. Время от конца органического покоя, т. е. наступления готовности растения к новой вегетации, до начала этой вегетации называется многими авторами периодом вынужденного покоя.

У многих, если не у большинства растений Хибин зимний, а у некоторых и осенний покой является вынужденным; он обусловлен низкой тем-

пературой воздуха и почвы; М. В. Сенянинова-Корчагина (1954) обнаружила наличие вынужденного покоя в условиях Ленинградской области у ряда болотных полукустарников (багульник, болотный мирт, андромеда, брусника, клюква, водяника), выращивая их осенью и зимой в комнатных условиях. Ю. Л. Гужев (1957) на основании литературных данных указывает, что «в районах умеренного пояса у большинства сортов плодовых культур период биологического покоя заканчивается уже в декабре или даже в ноябре, т. е. к моменту наступления устойчивой зимней погоды» (стр. 298). Весьма вероятно, что и в наших северных условиях, в районе Хибин, так же как в условиях умеренного климата Москвы, растения впадают в биологический покой задолго до сбрасывания листьев под влиянием пониженных температур (0—10° и несколько ниже 0°). Температура воздуха в Хибинах (в будке и на высоте 2 м от поверхности почвы) в каждом месяце вегетационного периода зачастую опускается ниже 10°. В июле 1957 г., например, было 11 дней с минимальной температурой меньше 10°, а в августе 19 дней; минимальная температура ниже 5° в июле была 4 дня, в августе 3 дня.

Вегетационный период 1957 г. и в особенности осень в Хибинах были довольно благоприятными в том отношении, что позволили обнаружить у ряда видов растений различных жизненных форм (деревьев, кустарников, кустарничков и трав) наличие вынужденного покоя уже в сентябре. Сравнительно высокие температуры воздуха в 13—19 часов дня в середине августа (14—19°) и в первой половине сентября (10—13°), а также относительно высокие температуры почвы и большое количество осадков обусловили такую ритмику растений, которая красноречиво говорила не о подготовке их к зиме, а о продолжении вегетации или о новом ее начале.

В июле цветут растения большинства видов, произрастающих в Хибинах. Цветение их в 1957 г. совпало с двумя подъемами температуры до 25—28° (в 13—19 часов) в период с 12 июля по 4 августа. Тепло способствовало хорошей подготовке почек возобновления к следующему вегетационному периоду (в 1958 г.). В августе выпало большое количество осадков; особенно много их было 13, 14, 20, 22 и 25 августа, — всего 90 мм. Еще больше осадков было в первой половине сентября, когда только за 4 дня (с 9 по 14 сентября) количество их составило 110.8 мм, а за один лишь день 9 сентября 40.9 мм. В это же время, с 7 по 15 сентября, температура воздуха круглые сутки держалась почти на одном уровне (средняя температура в 1 час 8.8°, в 7 часов 8°, в 13 часов 10.3° и в 19 часов 10.3°). Тепло и дожди вызвали даже прорастание семян в намокших бобах остролодочника (*Oxytropis sordida* [Willd.] Pers.) на самом растении.

Температура почвы на глубине 20 см в первой половине сентября была около 10°, в конце сентября она упала до 5°, а в половине октября до 2° и лишь 29 января 1958 г. опустилась до 0°.

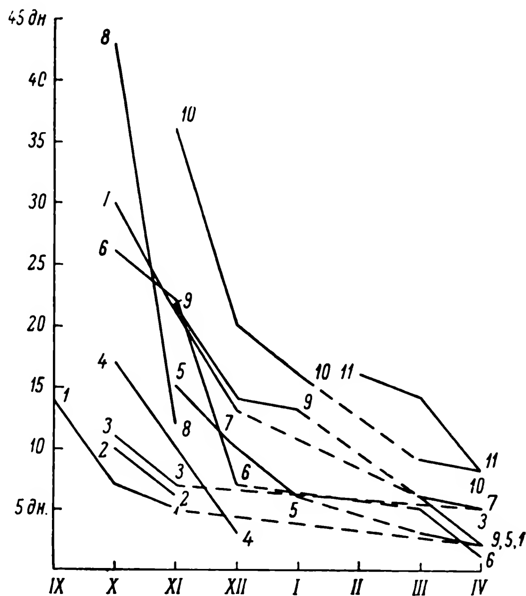
Благоприятное сочетание тепла и влаги в первой половине сентября 1957 г. привело к возобновлению вегетации. Создавалось такое впечатление, что деревья не готовились к зиме, несмотря на то что уже с 20 сентября начал выпадать снег, а с 27 сентября образовался снежный покров толщиной 5 см, достигший к 30 сентября 10—12 см. Снег растаял 5 октября, потом выпадал снова 7, 8 и 10 октября (достигнув мощности 4 см), и лишь с 14 октября установился постоянный снежный покров толщиной в 10—15 см.

Рябины с листьями, нередко даже зелеными, стояли в снегу. Полный листопад у берез в 1957 г. происходил в основном 5 и даже 10 октября, а на отдельных березах много желтовато-зеленых листьев сохранилось еще и 12 октября. У ольхи опадение большей части листьев произошло 5 октября, но отдельные листья во всех частях кроны сохранялись и 12 октября. Еще больше листьев оставалось у многих видов ив, не считая

Salix myrsinites L., у которой засохшие листья ежегодно сохраняются даже до лета следующего года.

Приведенные факты показывают, что, несмотря на изменение длины дня, которое происходит в природе с астрономической точностью и является (по В. М. Катунскому, 1940, — цит. по Сенянниновой-Корчагиной, 1954 : 84) сигналом к образованию отделительного слоя в черешках отживших листьев, в Хибинах осенью 1957 г. этот отделительный слой у березы, рябины, ольхи и ив формировался слабо.

Изменение ритма развития растений в связи с погодными условиями осенью 1957 г. подтверждается и рядом других фактов. В природе в ряде случаев наблюдалось начало новой вегетации. У ольхи во второй половине сентября еще при наличии неопавших листьев начали расходиться чешуйки листовых почек; у *Salix lanata* L. в Апатитах наблюдалось сдвигание цветочных почечных чешуй — колпачков; у вороники (*Empetrum hermaphroditum* Hagerup) на заповедной территории Полярно-альпийского ботанического сада начали развертываться бутоны и показались пыльники. У некоторых травянистых расстений (*Saussurea alpina* [L.] DC., *Solidago virgaurea* L. и др.) продолжался рост побегов, а у части их и цветение (*Campanula rotundifolia* L., *Dianthus superbus* L.).



Время (в днях) необходимое для прекращения состояния покоя (развертывания почек) у растений Хибин в зависимости от времени года.

1 — *Arctous alpina;* 2 — *Salix myrsinites;* 3 — *Vaccinium uliginosum;* 4 — *Salix lanata;* 5 — *Alnus kolaënsis;* 6 — *Cerasus padus;* 7 — *Betula tortuosa;* 8 — *Salix nigricans;* 9 — *Sorbus glabrata;* 10 — *Populus tremula;* 11 — *Picea fennica.* По оси абсцисс — месяцы; *прерывистыми линиями* показаны периоды, для которых отсутствуют данные.

Эти факты позволяют сделать предположение, что перечисленные местные растения не совсем приспособились к ритмичности полярного климата, несмотря на их длительную жизнь в этих условиях. Б. А. Мишкин (1953), ссылаясь на А. Н. Криштофовича и В. Б. Сочаву, допускает очень большую древность видов арктической флоры, почти не изменившихся морфологически с раннетретичного времени.

Зимний покой у древесных, кустарниковых, кустарничковых и травянистых видов в Хибинах не является всю зиму органическим (биологическим), — значительную часть зимнего периода он вынужденный и обусловлен отсутствием необходимых для вегетации внешних условий, в первую очередь недостатком тепла. Об этом говорят данные представленные на рисунке и в таблице, где показано время, необходимое для снятия покоя (развертывания почек) у растений Хибин. Исследования проводились лабораторным методом (Генкель и Окнина, 1952). Ветви деревьев, кустарников и кустарничков и дернинки травянистых растений с корнями погружались в воду в комнате при температуре воздуха от 5 до 20° (при печном отоплении). Нижние концы ветвей через каждые 7—10 дней подрезались, а вода сменялась. Наибольшее количество образцов ветвей

было взято с одних и тех же деревьев — 23 берез. Ветви брались с одной стороны деревьев, в нижней части крон. Опыты проводились в разные годы (1956—1960), но нерегулярно. Наибольшее количество образцов было взято зимой 1958/1959 г. Большей частью в каждый срок мы брали по одному образцу.

Из таблицы явствует, что в благоприятных условиях даже в начале августа, когда еще не окончена вегетация, у некоторых видов растений через тот или иной промежуток времени начинается зеленение и развертывание почек, т. е. заканчивается период органического покоя (ива мохнатая, голубика, травянистые растения). У многих же видов даже в октябре, а у некоторых и в ноябре, не было заметного роста (см. таблицу и рисунок). К деревянистым растениям, у которых период покоя оканчивается в сентябре, относятся толокнянка альпийская, дриада (куропаточья трава) и филлодоце. Через тот или иной промежуток времени почти все растения, взятые в октябре и особенно в ноябре в опыт, обнаружили заметный рост (зеленение и развертывание почек, удлинение побегов и пр.). По мере приближения к весне время между взятием образца растения для опыта и началом заметного роста становилось все короче (см. рисунок). Почки на ветвях, срезанных в апреле, распускались обычно через 1—5 дней. Возникла картина, аналогичная описанной Т. П. Петровской (1955) для вишни обыкновенной. В результате опытов наметился ряд растений, начиная от арктоуса, ивы миртовидной и голубики, обладающих наименее глубоким покоем в октябре и ноябре (в благоприятных условиях их рост начинается через 5—7 дней), и кончая березой и осиной, которым в ноябре требуется 22—26 дней для снятия покоя.

Интересно, что наименее глубоким покоем обладают растения, у которых отмершая листва остается до следующего сезона: арктоус альпийский, дриада и ива миртовидная. Все они растут в суровых условиях горной тундры, а первые два вида — к тому же в малоснежных местах. По указанию Е. В. Вульфа (1944 : 291) сохранение на наших дубах листвы до весны ясно указывает на их недавнее происхождение от вечнозеленых видов. По аналогии с этим, можно предположить, что и указанные три вида, особенно ива миртовидная (у которой все отмершие листья сохраняются и на следующее лето), являются ближайшими потомками вечнозеленых видов; это сказывается в наличии у них неглубокого покоя и готовности к раскрытию почек еще осенью.

В таблице обращает на себя внимание одинаковое или сходное число дней, проходящих до начала заметного роста, которое наблюдается в разные годы при срезании ветвей в один и тот же или близкий срок. Так, например: у *Sorbus glabrata* окончание покоя 12 XI 1956 и 17 XI 1958 наступило через 21 день; у *Cerasus padus* 2 XII 1957 — через 8 дней, 19 XII 1959 — через 6 дней; у *Arctous alpina* 4 XI 1959 — через 4 дня, 12 XI 1958 — через 6 дней, 21 XI 1958 — через 5 дней; у *Vaccinium uliginosum* 13 X 1958 — через 10 дней, 14 X 1959 — через 12 дней, 12 XI 1958— через 7 дней, 10 XI 1959 — через 6 дней.

Раскрытие почек обычно было недружным, часто очень замедленным и растянутым, что указывает на различную глубину и продолжительность покоя разных частей растения. У березы, ольхи и ивы вначале развертываются цветочные почки, а потом листовые, у рябины и черемухи — наоборот. У березы при любом сроке взятия ветвей для опыта число раскрывшихся почек составляло 20—30%, а у рябины и черемухи в марте оно достигало соответственно 70 и 100%; количество почек на исследованных ветвях рябины и черемухи равнялось 6—13, а у березы в среднем 75.

Еще одним ярким показателем преобладания вынужденного покоя у растений Хибин служит перезимовывание травянистых видов. Многие из них зимуют под снегом с зелеными листьями; таковы: *Achillea millefolium*

Время, необходимое для снятия покоя у растений Хибин

Название вида	Дата начала опытов	Число дней: до начала заметного роста	Число дней: по истечении которых начало роста не обнаружено
Picea fennica	17 XI 1958	—	47
	4 II 1959	16	—
	17 II 1959	14	—
	26 IV 1960	8	—
Pinus lapponica	21 X 1958	—	64
Phleum alpinum	10 X 1958	<31	—
Poa alpina	10 X 1958	<31	—
Agropyrum repens	19 X 1959	<11	—
Carex bigelowii	13 X 1958	—	93
Juncus trifidus	10 X 1958	31	—
Luzula sp.	10 X 1958	—	96
Tofieldia pusilla	13 X 1958	—	93
Salix reticulata	21 X 1958	15	—
	21 X 1958	14	—
S. myrsinites	8 X 1959	10	—
	13 X 1958	9	—
	4 XI 1959	3	—
	12 XI 1958	8	—
S. lanata (мужск.)	7 VIII 1958	16	—
	2 X 1958	23	—
	25 X 1958	24	—
	1 XI 1958	11	—
S. lanata (женск.)	7 VIII 1958	—	54
	2 X 1958	18	—
	25 X 1958	16	—
	1 XI 1958	11	—
	12 XI 1958	9	—
	16 XII 1959	3	—
S. lapponum	25 X 1958	24	—
S. nigricans	7 VIII 1958	—	79
	2 X 1958	—	54
	25 X 1958	43	—
	12 XI 1956	15	—
	12 XI 1958	8	—
S. tundricola	21 X 1958	14	—
Populus tremula	7 VIII 1958	—	54
	5 XI 1958	36	—
	19 XII 1959	20	—
	26 I 1959	16	—
	17 III 1959	9	—
	26 IV 1960	8	—
Betula nana	25 X 1958	26	—
B. tortuosa	4 VIII 1958	—	58
	8 VIII 1958	—	78
	27 VIII 1958	—	35
	9 IX 1958	—	46
	9 IX 1958	—	49
	9 IX 1958	—	50
	14 X 1959	34	—
	25 X 1958	26	—
	4 XI 1958	43	—
	4 XI 1958	34	—
	4 XI 1958	21	—
	12 XI 1956	19	—
	20 XI 1959 (2) [1]	(14) [2]	—
	21 XI 1958 (31)	(21)	—
	29 XI 1956	13	—

[1] Здесь и далее в скобках в этой графе указано число исследованных образцов; при наличии одного образца цифры в скобках отсутствуют.

[2] Здесь и далее в скобках в этой графе отмечены средние данные по всем образцам.

Продолжение

Название вида	Дата начала опытов	Число дней	
		до начала заметного роста	по истечении которых начало роста не обнаружено
B. tortuosa	2 XII 1957	16	—
	19 XII 1959	10	—
	27 XII 1958 (23)	(13)	—
	17 III 1959 (20)	(7)	—
	20 III 1959 (22)	(6)	—
	20 IV 1960	5	—
Alnus kolaensis	4 VIII 1958	—	58
	9 IX 1958 (2)	—	(46)
	29 IX 1958	—	26
	25 X 1958	—	56
	26 X 1959	—	81
	1 XI 1958	24	—
	25 XI 1958 (2)	(13)	—
	29 XI 1956	11	—
	2 XII 1957	10	—
	11 I 1957	5	—
	26 I 1957	6	—
	17 III 1959	3	—
	20 IV 1959	2	—
	26 IV 1960	2	—
Silene acaulis	21 X 1958	5	—
Trollius europaeus	13 X 1958	—	28
	21 X 1958	<10	—
Saxifraga oppositifolia	10 X 1958	<20	—
Cotoneaster cinnabarina	21 X 1958 (2)	(11)	—
Sorbus glabrata	4 VIII 1958	—	58
	9—29 IX 1958 (3)	—	26—62
	13 и 25 IX 1958 (2)	—	28—56
	1 XI 1958	28	—
	12 XI 1956	21	—
	17 XI 1958	21	—
	25 XI 1958	16	—
	2 XII 1957	12	—
	19 XII 1959	15	—
	11 I 1957	13	—
	17 III 1959	6	—
	20 IV 1960	2	—
Potentilla crantzii	21 X 1958	<14	—
P. erecta	21 X 1958	<115 [1]	—
Sibbaldia procumbens	21 X 1958	—	20
Dryas sp.	22 IX 1959	14	—
	10 X 1958	<10	—
	12 XI 1958	<10	—
Alchemilla glomerulans	8 VIII 1958	<10	—
	21 X 1958	<7	—
Rosa acicularis	21 X 1958	11	—
Cerasus padus	7 VIII 1958	—	79
	9 IX 1958	—	46
	29 IX 1958	—	26
	25 X 1858 (2)	(26)	—
	1 XI 1958 (2)	(22)	—
	2 XII 1957	8	—
	19 XII 1959	6	—
	17 III 1959 (2)	(6)	—
	17 III 1959	2	—
	20 IV 1960	1	—
	26 IV 1960	1	—
Astragalus frigidus	10 X 1958	<12	—

[1] 13 13 1958 листки имели длину до 6 см.

Продолжение

Название вида	Дата начала опытов	Число дней: до начала заметного роста	Число дней: по истечении которых начало роста не обнаружено
Astragalus subpolaris	8 VIII 1958	<10	—
Oxytropis sordida	8 VIII 1958	<15	—
	10 X 1958	<10	—
Lathyrus (Orobus) vernus	8 VIII 1958	—	31
L. pratensis	19 X 1959	11	—
Vicia cracca	19 X 1959	<20	—
V. sepium	19 X 1959	<11	—
Hedysarum arcticum	8 VIII 1958	15	—
	28 V 1958	1	—
H. alpinum	19 X 1959	11	—
	31 X 1959	3	—
	28 V 1958	1	—
Empetrum hermaphroditum	12 XI 1958	5	—
	21 XI 1958	5	—
Chamaenerium angustifolium	18 X 1958	<10	—
Archangelica norvegica	18 X 1958	<10	—
Ledum palustre	21 X 1958	—	62
Phyllodoce coerulea	22 IX 1959	22	—
	21 X 1958	20	—
Cassiope tetragona	10 X 1958	15	—
Harrimanella hypnoides	10 X 1958	<36	—
Andromeda polifolia	13 X 1958	<28	—
	21 X 1958	<20	—
Arctostaphylos uva-ursi	10 IX 1958	—	76
	21 XI 1958	—	17
Arctous alpina	22 IX 1959	14	—
	10 X 1958 (2)	(7)	—
	4 XI 1959	4	—
	12 XI 1958	6	—
	21 XI 1958	5	—
	29 IV 1960	2	—
Vaccinium vitis-idaea	10 XI 1959	5	—
V. uliginosum	18 VIII 1958	<21	—
	22 IX 1959	<24	—
	13 X 1958	10	—
	14 X 1959	12	—
	25 X 1958	11	—
	10 XI 1959	6	—
	12 XI 1959 (4)	(7)	—
V. myrtillus	18 VIII 1958	—	44
	13 X 1958	—	43
	17 X 1958	—	39
	30 III 1959	4	—
Diapensia lapponica	10 X 1958	—	36
Bartschia alpina	10 X 1958	<11	—
	21 X 1958	7	—
	13 X 1958	3	—
Pedicularis lapponica	12 XI 1958	12	—
Linnaea borealis	13 X 1958	—	93
Solidago virgaurea	21 XI 1958	—	54
	10 X 1958	<31	—
Antennaria dioica	10 X 1958	—	31
	21 X 1958	7	—
Gnaphalium norvegicum	21 X 1958	<7	—
Saussurea alpina	21 X 1958	7	—
Cirsium heterophyllum	21 X 1958	<7	—
Taraxacum lapponicum	21 X 1958	<7	—

L., *Alchemilla alpina* L., *A. glomerulas* Bus., *Antennaria dioica* (L.) Gärtt., *Arabis alpina* L., *Cerastium alpinum* L., *C. glabratum* (Retz.) Hartm., *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B., *D. flexuosa* (L.) Trin., *Dianthus superbus* L., *Gnaphalium norvegicum* Gunn., *G. supinum* L., *Phleum commutatum* Gaud., *Polystichum lonchitis* (L.) Roth, *Saxifraga aizoides* L., *S. oppositifolia* L., *Sibbaldia procumbens* L., *Veronica alpina* L., *V. fluticans* Jacq., *Viscaria alpina* (L.) G. Don, а также некоторые папоротники, хвощи, плауны, пущицы, осоки, ситники, ожики, грушанки, ястребинки и многие другие виды растений из разных родов и семейств.

При сравнении наших наблюдений в Хибинах с наблюдениями Е. И Лапшиной (1928) в Петергофе оказалось, что многие травянистые растения в Хибинах, в 850 км к северу от Ленинграда, ведут себя так же, и принадлежат к одним и тем же жизненным формам и перезимовывают в 32 км к юго-западу от него в том же состоянии.

Перечислим виды, которые зимуют в одинаковом состоянии в Хибинах и под Ленинградом: к хамефитам, перезимовывающим в зеленом состоянии, относятся: *Antennaria dioica* (L.) Gärtn., *Linnaea borealis* L., *Lycopodium annotinum* L.; к гемикриптофитам и геофитам, у которых перезимовывают почки,— *Alopecurus pratensis* L., *Angelica silvestris* L., *Anthoxanthum alpinum* Löve et Löve, *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill., *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., *Filipendula ulmaria* (L.) Max., *Geranium silvaticum* L., *Solidago virgaurea* L., *Trollius europaeus* L.; среди них у *Solidago virgaurea* как под Ленинградом, так и в Хибинах почки менее защищены низовыми листьями и иногда несколько раскрыты; к розеточным гемикриптофитам и хамефитам относятся — *Achillea millefolium* L., *Alchemilla* sp., *Campanula rotundifolia* L., *Geum rivale* L., *Pirola minor* L., *P. rotundifolia* L., *Ramischia secunda* (L.) Garcke, *Ranunculus repens* L., *Trifolium repens* L., *Viscaria alpina* (L.) G. Don (по данным Е. И. Лапшиной *Viscarisa vulgaris*). *Lathyrus pratensis* и *Vicia sepium* под Ленинградом и в Хибинах с осени развивают побеги, достигающие иногда значительной длины.

Среди представителей семейства злаков и ситниковых, перезимовывающих в зеленом состоянии, имеются тоже общие для Ленинграда и Хибин виды — *Deschampsia caespitosa* (L) P. B., *Festuca ovina* L., *Nardus stricta* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd.

Среди геофитов, у которых зимуют почки, общими видами для Ленинграда и Хибин являются: *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Chamaenerium angustifolium* Scop., *Polygonum viviparum* L., *Trientalis europaea* L. и *Tussilago farfara* L.

Из приведенных в данной статье примеров видно, что ритмы развития изученных растений Хибин в той или иной степени чужды природе севера и вырабатывались в иных условиях. М. В. Сенянинова-Корчагина (1954 : 86) отмечает, что «приземный образ жизни и снежная защита позволяют также и травянистым растениям уходить в зиму в зеленом состоянии, что не вяжется с климатическими ритмами нашей природы». Но, с другой стороны, даже фанерофиты, деревья, о которых говорилось в начале этой статьи, не будучи защищены снегом, также имеют вынужденный покой, т. е. в известной мере чуждый данной природе ритм. Как известно, под влиянием акклиматизации наблюдается изменение ритмики, ее быстрая перестройка. С другой стороны, местные растения часто не полностью перестраиваются за огромные сроки своего существования в тех или иных условиях. Это следует объяснить различиями резкости изменения климатических условий (Аврорин, 1956 : 215): быстрая акклиматизация переселенных с юга растений вызывает более быструю и глубокую их перестройку, а весьма постепенное изменение климата не отражается так резко на местных растениях.

Наличие вынужденного покоя у растений севера, иногда довольно значительной продолжительности, позволяет использовать эту биологическую особенность в практических целях — для зимней выгонки, озеленения и педагогической практики.

Выводы

1. Различные виды растений Хибин обладают различной продолжительностью органического (биологического) покоя.

2. Большинство видов значительную часть 8-месячной полярной зимы находятся в состоянии вынужденного покоя, на что указывают:

а) осенний (1957 г.) вторичный рост при благоприятных условиях;

б) готовность растений зимой к новой вегетации;

в) перезимовывание травянистых растений с зелеными листьями.

3. Короткий период органического покоя и длительная задержка листопада у некоторых видов (*Arctous alpina*, *Salix myrsinites*, *Dryas*) после отмирания листьев, служат показателем вечнозелености их сравнительно близких предков. Период перехода их от вечнозелености к листопадности очевидно еще не закончился.

ЛИТЕРАТУРА

Аврорин Н. А. (1956). Переселение растений на полярный север. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. — Генкель П. А. и Е. З. Окнина. (1952). Изучение глубины покоя у древесных пород для диагностики их морозоустойчивости. Методические указания. — Гужев Ю. Л. (1957). Изучение периода покоя у плодовых растений. Журн. общ. биолог., 4. — Лапшина Е. И. (1928). О перезимовывании высших растений по наблюдениям в окрестностях Петергофа. Тр. Петергофск. ест.-научн. инст., 5. — Мишкин Б. А. (1953). Флора Хибинских гор, ее анализ и история. — Молотковский Г. Х. (1949). Значение инактиваторов роста для состояния покоя у растений. ДАН СССР, 2. — Мороз Е. С. (1948). Экспериментально-экологические исследования периода покоя у древесных растений. Экспер. бот., 6. — Петровская Т. П. (1955). Состояние покоя цветочных почек древесно-кустарниковых растений. Тр. Ифр. АН СССР, IX. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1954). Некоторые данные о ритмах развития вечнозеленых полукустарников. Уч. зап. Лен. гос. унив., 166, сер. географ. наук, 9, сб. 1. — Серебряков И. Г. (1949, 1950). Структура и ритм в жизни цветковых растений. Бюлл. МОИП, 54 (1949), 55 (1950). — Цельникер Ю. Л. (1950). К вопросу о физиологических причинах ритмичности роста у деревьев. Бот. журн., 5.

Кольский филиал
Академии наук СССР,
Полярно-альпийский
ботанический сад.

ON THE INDUCED DORMANCY IN THE PLANTS OF THE KHIBINY MTS. (KOLA PENINSULA)

By P. M. Medvedev

SUMMARY

Organic (biological) dormancy of varying duration was observed in the wild plants of the Khibiny Mts. grown in the laboratory at the temperatures of +5 — +20° C. 63 species were tested including different life forms (trees, shrubs, subshrubs and herbage plants). In nature most of these species are in the state of induced dormancy during a greater part of the 8 months' polar winter, which is verified: (I) by the plants being prepared for the new vegetation already in winter; (II) by the fact that many species of herbage plants overwinter with green leaves; (III) by a well pronounced secondary growth in the autumn (observed in the autumn of 1957).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

Ю. П. Нюкша

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ГРИБОВ, ОБИТАЮЩИХ НА БУМАГЕ, КНИГАХ И В БУМАЖНОЙ МАССЕ

(Получено 20 I 1960)

Настоящая работа имеет целью обобщить литературные и наши данные о грибах (преимущественно по их систематике), разрушающих или повреждающих книги, архивные дела и другие бумажные материалы, хранящиеся в библиотеках, архивах и музеях. Кроме того, здесь сообщаются сведения о зараженности и повреждении бумаги, бумажной массы и сырья, служащего для ее изготовления, на бумагоделательных фабриках и складах.

Вполне понятно, что этот материал тесно связан с исследованиями, посвященными смежным вопросам — разрушению растительных остатков в почве и целлюлозных материалов в текстильной, пищевой и других отраслях промышленности, а также при эксплуатации и хранении различных изделий: фото- и кинопленок, рентгеновских снимков, тканей, пряжи, кожи, клеев, пластических масс, лаковых и красочных покрытий и проч.

Однако грибы, встречающиеся на бумаге в условиях ее хранения и изготовления, не следует объединять с группой микроорганизмов, разрушающих другие целлюлозные материалы, так как они отличаются скорее по экологическим, чем по физиологическим признакам и обладают особенностями, связанными со всем комплексом условий, существующих в библиотеках и архивах, Возможность их развития зависит от воздушного режима помещений, физико-химических свойств книг и особенностей самих грибов. Важно отметить, что вся деятельность грибов здесь протекает в помещениях и не зависит от природных условий; температура, влажность и состав воздуха устанавливаются искусственно и подбираются таким образом, чтобы затруднить развитие всех организмов. Благоприятные условия для развития грибов наступают временно и ненадолго. Существенную роль играют строение и состав хранимых материалов, которые служат питательной средой. Эти материалы также постоянно подвергаются отбору в направлении увеличения их устойчивости к микроорганизмам. Для этого их дезинфицируют, обрабатывают защитными составами, а естественные материалы заменяют синтетическими. Все это вместе взятое определяет состав микофлоры и придает ему своеобразные черты. Подтверждением сказанному служит такой пример: основной разрушитель целлюлозных материалов в полевых условиях — *Memnoniella echinata* — никогда не встречался в библиотеках, архивах и на бумагоделательных фабриках, а грибы, известные как обитатели книг и архивохранилищ, не всегда являются столь активными разрушителями целлюлозы.

На бумаге, книгах, документах и произведениях искусства может развиваться целый комплекс микроорганизмов, каждый из которых имеет определенное поле деятельности. Плесневые грибы не имеют таких водорегулирующих систем, как высшие растения. Они всецело зависят от окружающей среды и способны расти в довольно узких пределах влажности воздуха, бактерии же из-за недостатка влаги совсем не развиваются в книгохранилищах (к тому же им мешает и кислая среда). Наблюдения за ростом и развитием различных плесеней показывают, что оптимумы температуры и относительной влажности воздуха для прорастания спор, роста вегетативного мицелия и спороношения различны. При этом оптимальная температура допускает наибольшие колебания влажности. С удалением от температурного оптимума границы влажности, при которой возможен рост, суживаются. Так, например, один из штаммов *Penicillium canescens* развивался на бумаге при температуре 23—24° и относительной влажности 80%, но при 10° не рос даже при 90%-й влажности. Однако данные лабораторных опытов не могут служить основанием для установления режима в книгохранилищах, ибо взаимозависимость между влажностью воздуха и книг в помещениях сложнее, чем

может показаться на первый взгляд. Книги представляют собой пористый, гигроскопический материал, в котором, как принято говорить, устанавливается влажность, соответствующая влажности окружающего воздуха. Но при изменениях температуры получаются значительные расхождения между расчетной и фактической влажностью книг. Будучи собраны в больших количествах, они иногда сами служат фактором осушения воздуха, накапливают влагу и отдают ее крайне медленно. Поэтому предельный уровень влажности для книгохранилищ значительно ниже, чем это можно было бы предположить на основании лабораторных данных. Споры грибов на бумаге и переплетных материалах прорастают при относительной влажности воздуха 90—95% и только некоторые, как исключение, — при 80—85%. В то же время для книгохранилищ относительная влажность воздуха выше 60—65% считается недопустимой.

Своеобразны книги и как субстрат для развития грибов. Скудное азотистое питание приводит к усиленному пигментообразованию даже у таких видов, которые не известны как пигментообразователи, и это сопровождается быстрым отмиранием мицелия. Он остается в бумаге, и никакими способами не может быть из нее изъят. Спорообразующая часть грибницы у конидиальных грибов всегда располагается на поверхности, сумчатые — иногда образуют плодовые тела в толще бумаги. Известны случаи сильной шероховатости гравюр, которая обусловливалась тем, что бумага была буквально испещрена мелкими точечными бугорками, а на вершине каждого из них находилось устьице перитеция. Избавиться от такого повреждения без ущерба для гравюры невозможно.

В большинстве случаев повреждения причиняются только мицелием. Такие грибы, как *Stemphylium*, *Stachybotrys*, *Acrostalagmus*, *Sporotrichum*, распространяются по всей поверхности листов, но предпочитают срединную часть, как более стабильную по влажности. Но случается и наоборот, когда поражение касается только полей и обрезов. Так, на полях локализуются красноокрашенные грибницы *Gymnoascus setosus*, а плодовые тела с сумками располагаются по обрезам в виде бахромы, которая легко удаляется при малейшем прикосновении. Сходные случаи по характеру поражения отмечались у книг с иллюстрациями на вкладных листах из мелованной бумаги. Их края с трех сторон (кроме стороны, примыкающей к корешку книги) были покрыты буровато-желтыми колониями актиномицетов, которые отчасти проникли и на соседние листы. Поэтому «отпечатки» этих поражений оказались и на листах текста, однако там они были значительно слабее. Причина подобной избирательности заключается в обильном содержании казеина, входящего в состав накатки, в нейтральной или слегка щелочной реакции мелованной бумаги, а также в лучшем притоке и обмене воздуха вблизи обрезов.

Иногда грибы растут только на полях книги, обходя текстовую часть и по другой причине — в силу фунгицидности текста. Свежие типографские краски содержат вредные для микроорганизмов вещества, которые накоторое время защищают книгу от поражения грибами и бактериями. Зараженность новых книг всегда бывает незначительной. Плесневение новой продукции на складах в основном касается только переплетов и форзацов. Со временем защитные свойства книги ослабевают и зараженность увеличивается. Небольшое превышение влажности воздуха в книгохранилище по сравнению с нормой приводит к росту грибов и постепенному разрушению книги.

Совершенно закономерно, что интерес к изучению рассматриваемых вопросов всегда усиливался в периоды массового плесневения книг и документов в том или ином хранилище. За неимением своих специалистов в таких случаях привлекали крупных ученых микробиологов и микологов, которые производили единичные обследования или в течение нескольких лет изучали микофлору хранилищ, но почти никто из них не занимался этой работой постоянно, особенно если рост плесени на книгах или документах вследствие энергично принятых мер прекращался. В библиотеке Академии наук СССР изучением микофлоры книг, поврежденных во время наводнения 1924 г., занимался академик В. Л. Омелянский (1925). Результаты обследования Государственной публичной библиотеки им. М. Е. Салтыкова-Щедрина в 1928 г. опубликованы В. С. Бахтиным (1928), соответствующие данные 1926—1927 гг. по Государственной библиотеке СССР им. В. И. Ленина изложены Н. Д. Сигрианской и И. А. Парфентьевым (1928). Такого же характера сообщения Минье (Minier, 1932) о массовом плесневении книг в Публичной библиотеки Лос-Анжелоса. Обследование книг и бумаги, производил Сибилиа (см. Levi Della Vida, 1936), который установил 10 видов грибов. В обзорной статье Джаймса (Jiams, 1932) наряду с другими причинами разрушения книг описаны случаи их массового плесневения. Разрабатывая и излагая меры борьбы с плесневением книг в хранилище университетской библиотеки г. Иена, Хелвиг (Helwig, 1953) попутно отмечает два наиболее характерных для книг вида грибов.

Обобщение собранного к 1918 г. материала по книгоразрушающим грибам сделано в монографии Сэ (Seé, 1919), где приведен список грибов из 27 видов. В работе американских исследователей (Beckwith, Swanson and Jiams, 1940), где рассматривается вопрос о пигментации и химическом изменении бумаги грибами, указано 40 родовых названий грибов, выделенных из хранилищ Хентингтонской библиотеки.

В. В. Эк (1939) приводит данные по книгоразрушающим грибам в архивах системы Главного архивного управления НКВД СССР; он отмечает пять основных родов гри-

бов, обнаруженных на архивных делах микологами Всесоюзного института защиты растений. На протяжении многих лет изучала микофлору ленинградских библиотек — Академии наук СССР и Университета — М. М. Самуцевич (1945); ею из книг выделено 69 культур грибов. К настоящему времени микофлора библиотеки им. В. И. Ленина изучена С. Г. Рыбаковой (1953) и Л. А. Беляковой (1956); последняя получила из книг 59 культур грибов, из них 51 культура определена до вида. В Государственном музее Грузии им. Джанашиа такую же работу провела Т. Т. Анчабадзе (1949), установившая 13 видов грибов, а в хранилище книг и рукописей фонда Матенадарана в Армянской ССР З. В. Хзмалян (1956) составила список из 44 видов и 6 грибов, определенных до рода.

Грибы, поражающие материалы в архивах Польской Народной Республики, изучены Коваликом с сотрудниками (Kowalik, 1952; Konserwacia materiałów archiwalnych, 1953; Kowalik i Sadurska, 1956а, 1956б; Czerwińska i Kowalik, 1956). Ими установлено 86 штаммов грибов и 13 штаммов актиномицетов (Czerwińska, Sadurska, Kozlowska, 1953). Работа, проведенная в Государственной публичной библиотеке им. М. Е. Салтыкова-Щедрина (Нюкша, 1956), охватывает не только грибы, выделенные из книг и книгохранилищ, но также основные виды, присутствующие на бумаге и бумажной массе ленинградских бумагоделательных фабрик. В целом получено 106 культур, из которых 96 имеют видовые названия. Наконец, нами учтены работы, посвященные исследованию процессов плесневения бумажной массы на фабриках (Клемм, 1904; Kress a. ot., 1925; Sartory A., Sartory R., Mayer et Bäumlei, 1934; Gadd, 1951). Сведения по этому вопросу заимствованы также из книги Гретхоуз и Вессель (Greathouse a. Wessel, 1954), где обобщены данные многих исследователей о плесневении бумажной массы. Кроме того, использованы работы общего характера, в которых имеются указания на случаи повреждения бумаги каким-либо грибом или на то, что он впервые был изолирован с этого субстрата (Rabenhorst, 1907—1910; Наумов, 1937; Florenzano, 1949).

Перечисленные материалы о повреждениях книг и бумаги очень разнохарактерны и часто содержат неполные данные о грибах. Расхождения, имеющиеся у разных авторов в отношении физиологии, экологии и систематики грибов, по-видимому, могут быть объяснены четырьмя обстоятельствами: различиями штаммов, находившихся в распоряжении исследователей, изменчивостью грибов, различиями в методике исследований и неточностью определений. Последнее обстоятельство в подавляющем большинстве случаев нельзя проверить, так как подробные описания признаков культур почти у всех авторов отсутствуют. В связи с этим при обобщении материалов приведены все имеющиеся сведения, хотя нельзя утверждать, что они всегда достоверны. В настоящее время известно 266 видов грибов и 11 разновидностей из 105 родов, обнаруженных исследователями на книгах, бумаге, бумажной массе, в книгохранилищах и архивах; в 50 родах остались представители, не определенные до вида. Кроме того, описаны семь видов, одна разновидность и не определенные штаммы *Actinomycetales*. Отмечено, что состав микофлоры всех этих субстратов однотипен, что среди грибов намечается основная группа, которая присутствует всюду, на всех рассматриваемых материалах, в различных климатических условиях. Отличия наблюдаются только в количественных соотношениях видов, приобретающих доминирующее значение. Относительно этой группы сведения большинства авторов едины, особенно, если ограничиться определением рода. В отношении видов второстепенных по своей роли в разрушении рассматриваемых материалов данные расходятся больше и несогласованности встречаются чаще.

На основании количественного учета установлено, что по частоте встречаемости наиболее распространенные роды грибов располагаются в следующей последовательности: *Penicillium*, *Aspergillus*, *Chaetomium*, *Mucor*, *Fusarium*, *Stemphylium*, *Cladosporium*, *Stachybotrys*, *Alternaria*, *Sporotrichum*, *Trichoderma*, *Torula*, *Trichothecium*. Они, казалось бы, могут быть названы как самые характерные. Однако частота встречаемости не является единственным критерием в этом отношении, так как многие из них являются сапрофитами, присутствующими в окружающей среде, но не разрушающими книги. Истинные обитатели этой группы субстратов установлены на основе изучения повреждений бумаги, переплетов книг и размера нанесенного ими ущерба библиотекам и архивам.

Грибы, обнаруженные на библиотечных и архивных материалах, можно разделить на пять категорий.

1. Основная группа «книжных» грибов, приуроченных к целлюлозным материалам, находящимся на хранении: эти грибы вызывают глубокое разрушение волокна, приводя бумагу или бумажную массу за короткий срок в негодность. К ним относятся следующие виды: *Chaetomium globosum* Kunze, *Myxotrichum chartarum* Kunze, *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link, *Stachybotrys alternans* Bonord., *Gymnoascus setosus* Eidam, *Penicillium luteum* Zukal, *P. funiculosum* Thom, *Aspergillus orysae* Cohn, *Penicillium tardum* (Bainier) Thom, *Trichoderma lignorum* Tode, *Stemphylium botryosum* Wallr., *Haplographium fuligineum* van Beyma, *Sporotrichum bombycinum* Corda, *Fusarium* sp.

2. Виды, которые можно причислить также к основной группе: они всегда выделяются из книг в большом количестве. Но наносимый ими ущерб менее ощутителен,

чем от предыдущей группы. Среди них нужно в первую очередь отметить *Chaetomium affinae* (Corda) Bain., *Acrostalagmus cinnabarinus* Corda, *Alternaria tenuis* Nees., *Aspergillus niger* van Tiegh., *Cephalosporium acremonium* Corda, *Monilia sitophila* (Mont.) Sacc., *Paecilomyces varioti* Bain., *Penicillium canescens* Sopp., *P. decumbens* Thom, *P. miczynskii* Zaleski, *P. roqueforti* Thom, *Spicaria elegans* Corda, *Sporotrichum polysporum* Link, *Trichothecium roseum* Link.

3. Специфические виды, которые находят среди материалов книг хорошо усваиваемые ими вещества, но составляющие в общей массе этих материалов незначительную часть. Определенные группы грибов, например, обнаруживаются на кожаных переплетах (Kowalik i Sadurska, 1956а, 1956б), на материалах, содержащих воск (Таусон, 1950), асфальт (Gray and Martin, 1947), синтетические полимеры и шерсть (Прескот и Ден, 1952), каучук, целлофан и проч. Перечень таких грибов постоянно расширяется в связи с появлением новых соединений в составе книг и бумаги.

4. Грибы, являющиеся наименее специфическими для книг. Они отражают не микофлору книг, а скорее окружающую их микофлору, характерную для данной местности. На книгах эти виды в известной мере случайны, но обнаруживаются иногда в большем количестве, чем основные разрушители целлюлозы.

5. Отдельные случайные представители различных грибов, однажды обнаруженные одним исследователем. Систематическое положение грибов, обитающих на книгах и бумаге, различно, но подавляющее большинство их, 80%, относится к группе *Fungi imperfecti*. Значительно меньшая часть, 15%, принадлежит к классу *Ascomycetes* и 5% к классу *Phycomycetes*. Указанное соотношение полностью отражает и частоту их встречаемости в различных хранилищах.

Обзор грибов составлен в основном по системе, принятой Л. И. Курсановым (Определитель низших растений, 1954—1956). Во внутриродовом делении *Penicillium* и *Aspergillus* мы придерживались порядка, предложенного в соответствующих монографиях Тома и Рейпе (Thom and Raper, 1945, 1949). Однако это правило выполнялось не абсолютно, местами от него сделаны отступления в соответствии с удобством изложения. Во многих случаях внутри родов, а иногда и классов, на первое место выделены те группы грибов, которые имеют наибольшее практическое значение, а самые главные из них соединены, поставлены рядом, и наоборот, менее значимые — отнесены в конец. Более всего таких отступлений приходится на порядок *Hyphales* группы *Fungi imperfecti*, где, таким образом, нарушено основное алфавитное расположение видов. Так, роды *Alternaria*, *Stemphylium* и *Macrosporium* поставлены рядом; роды *Cladosporium*, *Hormodendron* и *Dematium* рассмотрены совместно; секция *Biverticillata-symmetrica* в роде *Penicillium* вынесена согласно своей роли в разрушении книг с последнего на первое место и т. д. В систематике *Actinomycetales* мы руководствовались определителем Н. А. Красильникова (1949). Сомнительные моменты в систематике и описании грибов сохранены в полном соответствии с оригинальными работами. Исправления и дополнения сделаны во всех случаях, когда имелась возможность безошибочно установить нужные детали.

Класс **Phycomycetes**

Подкласс **Zygomycetes** на рассматриваемых субстратах представлен 13 видами, одной разновидностью, 4 родами и в числе их 2 родами, в которых остались не определенные окончательно культуры. Грибы этого класса часто являются случайными для данных субстратов, и если развиваются на них, то только в условиях большой влажности, — в бумажной массе или при затоплении книг во время наводнений и пожаров.

Несмотря на это, многие грибы порядка *Mucorales* постоянно встречаются на книгах при обычных условиях; в их числе *Mucor racemosus* Fries (7),[1] *M. plumbeus* Bonord. (5) и, вероятно, идентичный с ним *M. spinosus* v. Tiegh., которые были обнаружены на книгах, бумажной массе, в воздухе и на стенах библиотечных помещений. Другие виды рода *Mucor* описаны единично на различных субстратах: *M. alternans* v. Tiegh. и *M. brunneus* N. Naumov на бумаге; *M. flavus* Bainier на бумажной массе, древесине и другом сырье для производства бумаги, на книгах и в воздухе библиотек; *M. globosus* Fischer, *M. griseo-ochraceus* N. Naumov, *M. hiemalis* Wehm., *M. plumbeus* var. *recurvus* N. Naumov, *M. vallesiacus* Lendner, *Mucor* sp. (4) встречались единично на одном из субстратов.

Из рода *Rhizopus* особенно распространен *R. nigricans* Ehrenb. (7) и однажды встретился *R. kasanensis* Hansawa.

В семействах *Chaetocladiaceae* и *Piptocephalidaceae* упомянуты соответственно *Thamnidium* sp., найденный в бумажной массе, и *Syncephalastrum cinereum* Bain. — в воздухе библиотек.

---

[1] Если гриб встречается часто и его принадлежность к рассматриваемой группе установлена несколькими авторами, то в скобках приводится число известных нам оригинальных работ, в которых содержатся эти сведения.

Класс **Ascomycetes**

Грибы этого класса представлены 43 видами из 28 родов, из них в 6 родах имеются культуры, не определенные до вида. Почти все грибы этого класса выделены из бумаги и являются характерными представителями бумагоразрушающих грибов. Многие из них образуют пигменты.

Подкласс **Protascomycetes.**

Порядок **Protaskales.** *Oidium* sp., *Rhodotorula mucilaginosa* (Jörgensen) Harrison, *Torulopsis rosea*,[1] *Torulopsis* sp. являются случайными на книгах и проявляют свою деятельность только при их сильном увлажнении.

Подкласс **Eu-Ascomycetes.** Сюда относятся все основные представители класса *Ascomycetes*, принимающие участие в разрушении целлюлозных материалов.

Порядок **Plectascales.** Сем. *Gymnoascaceae*: *Arachniotus aureus* (Eidam) Schr. найден на бумаге, *Ctenomyces* sp. — на бумаге и бумажной массе, *Gymnoascus setosus* Eidam — на книгах и в воздухе книгохранилищ, G. *uncinatus* Eidam — на книгах и бумаге. *G. setosus* повреждает бумагу очень характерным образом, оставляя на ней вишнево-красные пятна вследствие окраски проклеивающих веществ, лигнина, окисленной целлюлозы и оплетения волокон бумаги пигментированным мицелием. Это сопровождается также деструкцией волокон, изменением их химических и механических свойств.

Сем. *Eu-Aspergillaceae*: к типичным разрушителям бумаги и книг относится *Myxotrichum chartarum* Kunze (5), который одновременно образует красновато-коричневые пятна.

Порядок **Perisporiales.** Сем. *Perisporiaceae*: единично встречаются следующие представители: *Anixia cyclospora* (Cooke) Sacc., *A. parietina* Lindau, *Perisporium vulgare* Corda, *Thielavia* sp.

Порядок **Sphaeriales.** Сем. *Sordariaceae*: *Sordaria papyricola* Wint. и *S. fimicola* (Rob.) Ces. et de Not. образуют перитеции в бумаге, которая при этом покрывается черными бугорками и приобретает шероховатость. Сем. *Chaetomiaceae* представлено на книгах и бумаге 12 видами рода *Chaetomium*. Многие представители этого рода известны как постоянные обитатели древесины, пиломатериалов, картона, бумажной массы и как активные целлюлозоразрушители. Помимо химических изменений волокна, они образуют на бумаге пигментные пятна, окраска которых указана согласно данным Флоренцано (Florenzano, 1949). Сильно разрушают волокна *Ch. chartarum* (Berk.) Winter (4), *Ch. crispatum* Fuck. и *Ch. indicum* Corda (4), образуя пятна охряного цвета и *Ch. murorum* Corda, дающий оливковую пигментацию; особенно проявляются эти свойства у *Ch. globosum* Kunze (8), образующего пигмент желтоватого и фиолетового цветов и являющегося космополитом, распространенным по всему земному шару. Этот вид очень часто встречается на всех рассматриваемых субстратах, так же как *Ch. affine* (Corda) Bain. (6), образующий зеленоватые пятна на бумаге, *Ch. bostrychoides* Zopf (5), выделяющий желто-оливковый пигмент и *Ch. elatum* Kunze (5), придающей бумаге окраску розовых и фиолетовых тонов. Другие виды этого рода отмечались значительно реже: *Ch. funicolum* Cooke, *Ch. kurssanovianum* Bel., *Ch. magnum* Bain., *Ch. spirale* Zopf, *Chaetomium* sp. (7).

Грибы рода *Chaetomium* нередко растут не только на деревянных частях зданий, известны случаи поражения ими штукатурки, росписи старых зданий, когда те продолжительное время не отапливались. *Ch. globosum* разрушает ткани и кожу переплетов, папки архивных дел, обработанную асфальтом бумагу и даже бумагу, ламинированную полиэтиленом. Его разрушительное действие на многие материалы, особенно в условиях тропического климата, общеизвестно. Будучи распространен во всех точках земного шара, *Ch. globosum*, по-видимому, включает несколько разновидностей, а может быть, и видов рода.

Остальные семейства и порядки **Eu-Ascomycetes** на бумаге описаны главным образом Н. А. Наумовым. Сем. *Ceratostomaceae*: *Rhinchospaeria* sp., *Sphaeronema sorbi* Sacc. Сем. *Pleosporaceae*: *Leptosphaeria fibrincola* v. Höhn. et Rehm, *L. papyricola* Ell. et Ev., *Metasphaeria chartarum* Sacc. et Syd., *Pleospora chartarum* Fuck.

Порядок **Hyphocreales.** Сем. *Nectriaceae*: *Nectriella papyrogena* Sacc. et Penz., *Nectria westhoffiana* Henn. et Lind.

Порядок **Bulgariales.** Сем. *Bulgariaceae*: *Orbilia diaphana* (Sow.) Sacc., *O. rubinella* (Nyl.) Karst.

Порядок **Pezizales.** Сем. *Helotiaceae*: *Sclerotinia fuckeliana* de Bary, *S. sclerotiorum* (Lib.) Sacc. et Trott. Сем. *Ascobolaceae*: *Ascobolus costantini* Roll., *Ascophanus testaceus* (Moug.) Phill., *A. chartarum* Kirchst. Сем. *Pezizaceae*: *Humaria zucalii* Rehm., *Ocellaria charticola* Feltg., *Peziza repanda* Wahlb., *Pyronema chartarum* Quel., *P. domesticum* (Sow.) Sacc., *Phragmonaevia charticola* Feltg.

---

[1] Авторы видов не обозначены в некоторых случаях, когда они отсутствуют в оригинальных работах.

FUNGI IMPERFECTI

К этой группе относится подавляющее большинство грибов, обнаруженных на рассматриваемых материалах. В целом они составляют 210 видов и 10 разновидностей, относящихся к 73 родам, из которых в 42 родах остались не определенные до вида культуры. Грибы, входящие в эту группу, разнообразны по своим физиологическим и экологическим признакам и относятся ко всем упомянутым вначале категориям.

Порядок **Hyphales** представлен 180 видами и 9 разновидностями, входящими в 58 родов; в 34 из них остались не определенные окончательно культуры.

Одним из наиболее частых обитателей книгохранилищ, бумаги и бумажной массы является *Acrostalagmus cinnabarinus* Corda (4). Указываются также *Acrostalagmus* sp., *Verticillium lateritium* Berk. и *Verticillium* sp. (4) — на бумаге, бумажной массе в помещениях архивов и библиотек.

Из рода *Alternaria* на бумаге, книгах и бумажной массе чаще других встречаются серовато-черные налеты *A. tenuis* Nees. (5) и *A. humicola* Oud. (5). Другие виды этого рода указаны единично: *A. brassicae* Sacc., *A. chartarum* Preuss, *A. polymorpha* Planch., *A. varians* Planch. и *Alternaria* sp. (5).

Близки к роду *Alternaria* роды *Stemphylium*, *Macrosporium* и *Mystrosporium*. Чаще всего образуются оливково-черные колонии на бумаге, книгах, бумажной массе и сырье для ее изготовления *Stemphylium botryosum* Wallr. (5) и *S. macrosporoideum* (Berk. et Br.) Sacc. С бумаги были выделены *S. alternarieae* (Cooke) Sacc., *S. graminis* (Corda) Bonord. с бумажной массы — *S. sarciniforme* (Cav.) Wiltsch., с книг — *S. atrum* (Preuss) Sacc. В остальных случаях найдены *S. amoenum* Oudem., *S. piriforme* Bonord., *S. verruculosum* (Zimmerm.) Sacc. и *Stemphylium* sp. (6). Описаны случаи присутствия на бумаге *Macrosporium bifurcum* (Fresen.) Sacc., *M. commune* Rabenh., *M. consortiale* Thuem. и *Macrosporium* sp., а также *Mystrosporium* sp.

В воздухе архивов, по данным Ковалика обнаружен *Acrothecium* sp., а у Рабенхорста, как обитатели бумаги, указаны *Arthrobotrys superba* Corda и *A. superba* Corda var. *oligospora* (Fresen.) Coemans.

Поражение книг и бумаги почти всегда связано с деятельностью грибов из родов *Aspergillus* и *Penicillium*. В списках грибов, выделенных из бумаги, книг, из книгохранилищ, бумажной массы, сырья для ее производства и воздуха бумагоделательных фабрик, описано 19 видов и 4 разновидности рода *Aspergillus*. Особенно часто указывается *A. niger* van Tiegh. (7) и *A. niger* var. *luchuensis* (по данным американских ученых, этот гриб является бичем книг во всей Калифорнии), а также *A. fumigatus* Fres. (5) и *A. fumigatus* var. *cellulosae* Sartory. Однако к самым серьезным разрушителям этих материалов следует отнести *A. flavus* Link (3) и *A. oryzae* Cohn. Эти виды отличаются способностью развиваться на переплетах, папках и коробках в условиях пониженной влажности, когда могут расти очень немногие грибы. Такие же свойства обнаружил *A. mangini* (Mangin) comb. n. Rap. a. Thom. Кроме того, *A. flavus* неоднократно поражал материалы, в состав которых входит воск, в частности он рос на восковых дощечках.

Постоянные обитатели библиотек, архивов и бумагоделательных фабрик *A. candidus* Link (3), *A. clavatus* Desm., *A. wentii* Wehm. (4) и *A. versicolor* Tirab. Последние два вида окрашивают бумагу в желто-красные тона.

A. brunneo-fuscus Seé из группы *A. glaucus* Rap. a. Thom, *A. flavipes* Bain. et Sart., *A. glaucus* Link (3) и близкий к нему *A. repens* Sacc., *A. nidulans* (Eidam) Wint., *A. ochraceus* Wilhelm, *A. olivaceus* Preuss, *A. ruber* Spieck. et Bremer, *A. sulfureus* (Fresen.) Thom a. Church, *A. sulfureus* Desm. и *Aspergillus* sp. (7) были обнаружены на бумаге в единичных случаях. М. М. Самуцевич был найден в библиотеках *Briarea elegans* Corda, относящийся по номенклатуре Тома и Рейпе также к *A. glaucus*.

Несколько особое положение занимает *A. terreus* Thom и *A. terreus* var. *aureus* Raper a. Thom. Эти грибы были выделены с бумаги, но чаще всего их удавалось найти в бумажной массе после ее отбелки хлором. Как известно, грибы группы *A. terreus* обладают способностью образовывать хлорсодержащие соединения (Прескот и Ден, 1952, стр. 561), используя для этого остатки хлора, сохраняющиеся после промывки беленой бумажной массы.

Большое место в поражении и заражении рассматриваемых субстратов принадлежит грибам рода *Penicillium*. Они занимают первое место как по распространенности, частоте встречаемости, так и по количеству видов (56 видов и 2 разновидности). Однако каждый из них упоминается у одного и реже двух-трех авторов. Объяснение этому находим, с одной стороны, в большой распространенности грибов рода *Penicillium* и массовом обсеменении ими окружающей среды; с другой стороны, есть основания полагать, что известную роль играют и расхождения в определении. Среди представителей этого рода есть целлюлозоразрушающие, которые можно считать постоянными для книг и бумаги — это преимущественно виды секции *Biverticillata-symmetrica*. Они чаще других проявляют способность разрушать растительные волокна и образовывать окрашенные продукты обмена. Так же как некоторые виды секции *Asymmetrica* (подсекции *Divaricata* и *Velutina*) они пигментируют материалы, окрашивая их главным образом в желтые и красные тона.

Секция *Biverticillata-symmetrica* представлена 10 видами и одной разновидностью. *P. luteum* Zukal (3), образующий желтый флуоресцирующий пигмент, *P. vermiculatum* Dang. из этой же серии и *P. funiculosum* Thom (3), выделяющий продукты обмена красных тонов, обнаружены на книгах, бумаге, в бумажной массе, в воздухе библиотек и бумагоделательных фабрик, в сырье для изготовления бумаги. *P. islandicum* Sopp найден на бумаге. Часто встречаются в библиотеках и архивах *P. rubrum* Stoll. и *P. variabile* Sopp, также образующие красные пигменты; из бумажной массы выделен *P. purpurogenum* Stoll.

Не менее типичны для этих субстратов три следующих представителя серии *P. rugulosum*: *P. tardum* (Bain.) Thom, *P. diversum* Rap. a. Fennel и *P. diversum* var. *aureum* Rap. a. Fennel, которые окрашивают бумагу в ярко-желтый цвет. Однажды отмечен *P. herquei* Bain. a. Sart.

Секция *Asymmetrica* представлена 36 видами и одной разновидностью. Подсекция *Divaricata* (5 видов) включает одного из наиболее обычных для книг представителей рода, обладающего способностью разрушать целлюлозу, *P. miczynskii* Zaleski, а также близких к нему *P. piscarium* Westl. и *P. simplicissimum* (Oud.) Thom. Серьезно поражает книги *P. canescens* Sopp, который очень нетребователен к условиям влажности, и начинает расти на переплетах, папках, коробках одним из первых, когда деятельность многих грибов еще затруднена. *P. albidum* Sopp обнаружен на рукописях Государственного музея Грузии.

Подсекция *Velutina* включает 11 видов и одну разновидность. Все представители серий *P. citrinum* и *P. chrysogenum* не типичны для книг и встречены на них лишь однажды: *P. citrinum* Thom и *P. corylophilum* Dierckx — в воздухе, *P. steckii* Zaleski и *P. cyaneo-fulvum* Biourge на бумаге, *P. chrysogenum* Thom (3) — на книгах и в воздухе библиотек, *P. notatum* Westl. (3) — на бумаге, *P. meleagrinum* Biourge — в воздухе; то же относится и к *P. oxalicum* Cut. et Thom.

Более характерными грибами этой подсекции являются *P. roqueforti* Thom (3) и виды серии *P. brevi-compactum*: *P. brevi-compactum* Dierckx, близкий к нему *P. szaferi* Zaleski и *P. stoloniferum* Thom, выделенные из библиотечных книг.

Представителей других подсекций *Asymmetrica* и всю секцию *Monoverticillata* можно считать в известной мере случайными. Они выделены различными исследователями из воздуха, пыли, с поверхности книг, из помещений хранилищ.

Подсекция *Lanata* (4 вида) включает *P. album* Preuss, *P. commune* Thom, *P. biforme* Thom, *P. lanosum* Westl., которые встречаются на бумажной массе и бумаге. Из подсекции *Funiculosa* найдено на бумаге два вида серии *P. terrestre*: *P. psittacinum* Thom и *P. solitum* Westl.

Подсекция *Fasciculata* насчитывает 14 видов грибов, преимущественно не повреждающих растительные волокна, но присутствующих часто в библиотеках, как на книгах, бумаге, коробках, так и в воздухе. Из них указаны следующие: *P. ochraceum* (Bain.) Thom — в воздухе библиотек; *P. viridicatum* Westl. и близкий к нему *P. verrucosum* Dierckx, а также *P. palitans* Westl. — на книгах, *P. cyclopium* Westl. (3), *P. puberulum* Bain. и *P. martensii* Biourge — в воздухе книгохранилищ и на книгах; *P. expansum* Link, *P. italicum* Wehm., *P. granulatum* Bain. и *P. corymbiferum* Westl. — в воздухе библиотек и бумагоделательных фабрик, *P. claviforme* Bain. и *P. clavigerum* Demel. — на коже и бумаге. *P. glaucum* Link (3), по-видимому, следует рассматривать не как отдельный вид, а как сборную группу, так как обозначенные этим названием грибы у различных авторов не идентичны.

Секция *Monoverticillata* включает 10 видов, часть которых широко распространена в библиотеках и на бумагоделательных фабриках, но они не являются серьезными разрушителями целлюлозных материалов. Из них отмечены следующие виды: *P. turbatum* Westl., *P. thomii* Maire, *P. frequentans* Westl. (4), выделенные из воздуха и с бумаг. Кроме того, *P. frequentans* был выделен из сред с синтетическими полимерами, в частности он хорошо развивался в 30%-й эмульсии полиметилакрилата. *P. spinulosum* Thom и *P. implicatum* Biourge найден на бумаге, *P. decumbens* Thom, *P. fellutanum* Biourge и *P. roseo-purpureum* Dierckx — в воздухе, на книгах, в бумажной массе, *P. terlikowskii* Zaleski и *P. ramosum* Bain. et Sart. — в воздухе книгохранилищ. *Penicillium* sp. (12) отмечен на всех субстратах.

Близко к секции *Monoverticillata* примыкает род *Cytromyces*, ныне упраздненный, из которого названы два вида: *C. glaber* Wehmer и *C. pfefferianus* Wehm. — на бумаге; *Citromyces* sp. (3) — на книгах и в бумажной массе.

Секция *Polyverticillata*. Из воздуха библиотек выделены грибы рода *Paecilomyces*: *P. arenarium* Schap. et Mant. (Syn. *Penicillium flavum* March., развивающийся при повышенных температурах, *P. varioti* Bain. (3) (Syn. *Penicillium varioti* Bain.) и *Paecilomyces* sp. На бумаге и бумажной массе найдены также *Gliocladium* sp. (3), *Scopulariopsis brevicaulis* (Sacc.) Bain. (5) (Syn. *Penicillium brevicaule* Sacc. et Bain.) и *Scopulariopsis* sp. При этом *S. brevicaulis*, как указывается в литературе (Прескот и Ден, 1952, стр. 563), образует триметиларсин и другие соединения, содержащие мышьяк, поэтому гриб хорошо развивается на обоях и иллюстрациях, выполненных мышьяковистыми красками.

В воздухе книгохранилищ был обнаружен *Catenularia fuliginea* Saito (Syn. *Penicillium symplex* Lindner).

Одним из постоянных обитателей переплетов, и особенно кожаных, является *Botryotrichum piluliferum* Sacc. et March. и *B. atrogriseum* van Beyma. Четырьмя авторами отмечены на книгах представители рода *Botrytis*: *B. cinerea* Pers. и *Botrytis* sp.

Специфичны для бумаги и, главным образом, для бумажной массы, отличающейся более благоприятными условиями влажности, виды рода *Cephalosporium*: *C. acremonium* Corda, *C. macrocephalum* Sor., *C. roseum* Oud., *C. selenosporum* sp. nov., *Cephalosporium* sp.

В воздухе архивов обнаружен *Cloridium minutum* Sacc.

Неотъемлемой составной частью микофлоры книг и бумаги являются грибы родов *Cladosporium*, *Hormodendron* и *Dematium*. Особенно распространены *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link (10) (Syn. *Dematium herbarum* Pers.), *C. herbarum* f. *glaucum* и *C. herbarum* var. *cellulosae*. Этот гриб поражает различные книжные материалы, обнаруживается на бумаге, переплетах, коробках, в воздухе и на стенках хранилищ. В поврежденной штукатурке и росписи стен мицелий *C. herbarum* постоянно присутствовал в глубоких слоях материала. Другие представители этих родов менее известны в библиотеках и архивах. *Cladosporium brevi-compactum* Pidopl. et Deniak и *C. fuscum* Preuss найдены в воздухе книгохранилищ; *Cladosporium* sp. (7) — в воздухе архивов, на книгах, бумаге и бумажной массе; *Dematium hispidulum* Fries, *D. pullulans* de Bary, *Dematium* sp. — на книгах и в бумажной массе; *Hormodendron cladosporioides* (Fr.) Sacc., *H. hordei* Bruhne и *Hormodendron* sp. — в воздухе, пыли и на бумагах.

В единичных случаях описаны на целлюлозных материалах грибы *Coniothecium charticola* Fuck., *C. pyramidula* Bomm., *Curvularia uncinata* Bugnicourt, *Curvularia* sp., *Dicoccum asperum* (Corda) Sacc., *D. charticola* var. *asperum* Corda, *Diococcum* sp., *Eidamia acromoniloides* (Harz) Lindau, *Gonatobotrys flava* Bonord., *Halobyssus moniliformis* Zukal, способный расти в концентрированных растворах клеевых и других веществ в условиях высокого осматического давления, и *Hormiscium aurantiacum* Lindau.

Глубоко повреждает бумагу *Haplographium fuligineum* van Beyma, придающий бумаге фиолетово-черное окрашивание, указаны также *H. chartarum* (Cooke) Sacc., *Helminthosporium sigmoideum* Cav., *H. velutinum* Link и *Helminthosporium* sp.

Известно много случаев присутствия на бумаге и книгах грибов рода *Monilia*, в том числе — *M. acremonium* Delacr., *M. candida* Bonord., *M. cellulophaga* Sartory, *M. sitophila* (Mont.) Sacc. (3), *Monilia* sp. Однако эти грибы не являются серьезными разрушителями материалов, а, скорее, отражают зараженность окружающей среды.

Немного сведений имеется о повреждении книг грибами *Monosporium* sp., *Nigrospora orysae* (Berk. et Br.) Sacc. (Syn. *Mycogone nigra*), *Oedocephalum glomerulosum* (Bull.) Sacc., *Ocspora boordenii* Sacc., *O. crustacea* Bull., *O. ochracea* (Corda) Sacc., *O. variabilis* Lind. и *Papulospora nigra* Horton. Грибы рода *Periconia* несколько раз отмечались на бумаге: *P. alternata* (Berk.) Bomm. et Rouse (3), *P. minima* (Cooke) Sacc. и *Periconia* sp. На переплетах старых книг и в воздухе встречены *Physospora elegans* Cavara, *Rhinotrichum bloxami* Berk., *R. parietinum* Sacc., *Rhizoctonia solani* Kühn., *Sepedonium* sp., *Sporodesmium echinulatum* Speg., *Sporodiniopsis dichotomus* v. Höhn., *Stephanoma* sp. и *Thielaviopsis* sp.

Постоянно вырастают при высевах с книг и, особенно, из бумажной массы, представители рода *Spicaria*: *S. elegans* Corda (4) непременно присутствует почти на всех рассматриваемых материалах, *S. smithii* Oud. обитает преимущественно на кожаных переплетах старинных книг, *Spicaria* sp. отмечен в бумажной массе.

Типичны для микофлоры библиотек грибы рода *Sporotrichum*. Переплеты книг и старинную бумагу очень часто поражают *S. bombycinum* Corda, *S. grisellum* Sacc. (3), *S. polysporum* Link (3), *S. pulviniforme* Tühm., *S. roseolum* Oud. et Beijer. Реже встречаются *S. lanatum* Oudem., *S. roseum* Link, *S. viridiflavus* Sacc., *Sporotrichum* sp. (5). Некоторые представители этого рода и в их числе *S. bombycinum* обладают хорошо выраженной целлюлозоразрушающей способностью и выделяют ярко-желтый пигмент, окрашивающий бумагу под белой порошкообразной колонией гриба.

Редко случается, чтобы при обследовании книгохранилищ или архивов не встретились характерные черные налеты грибов рода *Stachybotrys*. *S. alternans* Bonord. (5) выделен с книг, бумаги и из воздуха книгохранилищ. Во время обследования Государственной публичной библиотеки им. М. Е. Салтыкова-Щедрина в 1927 г. В. С. Бахтин обнаруживал этот гриб в 50% проб. *S. atra* Corda (8) вырастал на книгах и бумажной массе, *S. lobulata* Berk. (3) — на бумаге. Эти три вида *Stachybotrys* отмечены 10 авторами и охарактеризованы как интенсивные целлюлозоразрушители. Если учесть, что различие между ними невелико и имеется тенденция к их объединению и признанию только одного вида — *S. alternans*, то частота встречаемости его еще возрастет. Кроме того, описаны *S. papyrogena* Sacc. и *Stachybotrys* sp. (4). Неоднократно повреждение книг обусловливалось грибами рода *Torula* (Syn. *Gliomastix*). По внешнему виду бумага, пораженная некоторыми видами *Torula* и грибами рода *Stachybotrys*, сходна, хотя первые и не являются столь активными целлюлозоразрушителями. На книгах и бумаге чаще всего встречаются *Torula chartarum* (Link) Corda (5) и *T. convoluta* Harz.

Менее распространены *T. asperula* Sacc., *T. conglutinata* Corda, *T. murorum* Corda, *T. ramosa* Fuckel, *Torula* sp. и *Gliomastix* sp., обнаруженный в воздухе архивов.

Грибы следующих двух родов — *Trichoderma* и *Trichothecium* — очень часто принимают участие в разрушении бумаги и книг. *Trichoderma koningi* Oudem. (Syn. *T. viride* Pers.), *T. lignorum* Tode (9) (Syn. *T. viride* Pers.) и *Trichoderma* sp. (5) выделены с книг, бумаги, бумажной массы, древесины, воздуха архивов и библиотек одиннадцатью авторами, а *T. koningi* хорошо росла в 30%-й эмульсии полиметилакрилата, *Trichothecium roseum* (Corda) Link (Syn. *Cephalothecium roseum* Corda) (11) и *Cephalothecium* sp. всегда присутствуют в библиотеках и архивах.

Рабенхорст указывает на *Trichosporium chartarum* (Pers). Sacc., *T. fuscum* (Link) Sacc., *T. olivatrum* Sacc., *T. sphaerospermum* (Fuck.) Sacc., как на грибы, впервые найденные на бумаге.

Грибы рода *Tritirachium* не наносят большого вреда книгам и бумаге, но встречаются в воздухе книгохранилищ — это *T. roseum* van Beyma и *T. spicatum* Limb. (Syn. *Sporotrichum flavicans* Fries).

Порядок **Coremiales**. *Stysanus stemonites* (Pers.) Corda (4) характерен для книг, бумаги и воздуха книгохранилищ, *S. medius* Sacc. впервые описан на бумаге, *Stysanus* sp. выделен из воздуха архивов.

Порядок **Melanconiales.** *Epicoccum nigrum* Link и *Epicoccum* sp. (4) нередко заражают книги и воздух архивохранилищ. Грибы рода *Fusarium*, пигментирующие бумагу, многократно отмечались в библиотеках и архивах. Благодаря трудности определения этого рода в большинстве случаев вид не установлен и культура обозначена как *Fusarium* sp. (13). В основном видовые названия указаны только в работах Р. Ковалика и М. М. Самуцевич — это *F. coeruleum* Sacc., *F. coeruleum* var. *cellulosae* Sart., *F. culmorum* Sacc., *F. equiseti* Sacc., *F. herbarum* Fries, *F. martii* Appel et Wollenweber, *F. moniliforme* Shel., *F. orthoceras* Appel et Wollenw., *F. oxysporum* Schlecht., *F. scirpi* Lamb. et Fautr., *F. solani* (Mart.) Sacc. Кроме того, отмечены *Myrothecium* sp. и *Pestalozzina* sp.

Порядок **Pycnidiales** представлен единичными видами из различных родов: *Aposphaeria charticola* Sacc. (6), *Ascochyta charticola* F. Tassi, *Camarosporium charticolum* (Speg.) Sacc., *Chaetomella arta* Fuck., *Chaetophoma* sp., *Cytospora* sp., *Phoma chartarum* B. et C., *Ph. densipes* Penz. et Sacc., *P. herbarum* Westl., *Phoma* sp., *Pyrenochaeta papyricola* Ell et Ev., *P. tarda* Sacc.

Mycelia sterilia. С поверхности книг, бумаг, из воздуха библиотек и бумагоделательных фабрик выделено шесть различных неопределенных стерильных мицелиев, а также *Sclerotium inconspicuum* Lib. и *S. durum* Pers.

Actinomycetales

Представители этого класса были обнаружены на различных материалах и представлены следующими видами: *Actinomyces albus* Gasperini, *A. candidus* Krassiln., *A. albus chlamydosporus* Krassiln., *A. albo-roseus*, *A. griseolus* Waksm. et Curt., *A. globysporus* Krassiln., *A. melanocyclus* Krainsky, *Actinomyces* sp., *Streptomyces colicolor*, *Nocardia* sp. Представители этого, последнего, рода в настоящее время отнесены к различным видам *Actinomyces*.

Литература

Анчабадзе Т. Т. (1949). Материалы к изучению бумагоразрушающих грибов. Вестн. Гос. музея Грузии им. Джанашиа, 14 А : 201—216. — Бахтин В. С. (1928). Грибные вредители книг. В кн.: Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г: 169—170. — Белякова Л. А. (1956). Плесневые грибы на книгах и испытание химических веществ для борьбы с ними. Автореф. диссерт., Московск. гос. унив. им. М. В. Ломоносова. — Клемм П. (1904). Причины порчи бумаги и бумажной массы при хранении. Писчебумажн. дело, 12 : 575—580. — Красильников Н. А. (1949). Определитель бактерий и актиномицетов. — Наумов Н. А. (1937). Методы микологических и фитопатологических исследований. — Нюкша Ю. П. (1956). Микофлора книг и бумаги. Бот. журн., 6 : 797—809. — Омелянский В. Л. (1925). Книга и микроорганизмы. Природа, 1—3 : 35—48. — Определитель низших растений. (1954—1956). Под ред. Л. И. Курсанова, 3(1954), 4 (1956).— Прескот С. и С. Ден. (1952). Техническая микробиология. Пер. с англ. — Рыбакова С. Г. (1953). Плесневые грибы на книгах и борьба с ними. — Сб. матер. по сохранности книжн. фондов. (Гос. библ. СССР им. В. И. Ленина), 2 : 41—65. — Самуцевич М. М. (1945). Материалы диссертации. Гос. Публ. библ. им. М. Е. Салтыкова-Щедрина. — Сигрианская Н. Д. и И. А. Парфентьев. (1928). К вопросу об изучении вредителей книги и методов борьбы с ними. Сб. 1 : 206—208. (Гос. библ. СССР им. В. И. Ленина). — Таусон В. О. (1950). К вопросу об окислении восков микроорганизмами. В кн.: Основы растительной биоэнергетики. — Хзмалян З. В. (1956). Микроорганизмы книжного фонда Матенадарана Армянской ССР и разработка мероприятий по борьбе с ними. Автореф. диссерт. АН Арм. ССР, Отд. биолог. наук,

Ереван. — Э к В. В. (1939). К вопросу борьбы с плесенями в помещениях архивохранилищ и книгохранилищ. В кн.: Реставрация и дезинфекция книг и бумаг. Сб. статей по вопросам консервации, ремонта и фотокопирования хранимых документов : 101—138.— B e c k w i t h W. H., A. S w a n s o n a. T. M. J i a m s. (1940). Deterioration of paper. The cause and effect of foxing. Publ. of the university California at Los Angelos in biological science, 1, 13 : 299—356. — C z e r w i ń s k a E. i R. K o w a l i k. (1956). Penicillia niszczące papier zabytkowy. Acta microbiol. polon., 5, 1—2 : 299—302. — C z e r-w i ń s k a E., I. S a d u r s k a, D. K o z l o w s k a. (1953). Promieniowce niszczące papier zabytkowy. Acta microbiolog. polon., 2, 2—3 : 160—164. — F l o r e n z a n o G. (1949). Studi sul genere Chaetomium. Bollettino dell' Ist. di patolog., del libro, An. 8, 1—4 : 61—74. — G a d d G. O. (1951). Microbiological problems of the pulp and paper industries. Medd. Industr. Centrallab., Teollisuuden Keskuslab. Tiedonantoja, 102 : 49—52. Chem. Abstr. (1952) : 11680 d. — G r a y W. D. a. G. W. M a r t i n. (1947). The growth of fungi on asphalt-treated paper. Mycolog., 39, 5 : 587—601. — G r e a t h o-u s e G. A. a. C. J. W e s s e l. (1954). Deterioration of materials. Causes and preventive techniques. New York. — H e l w i g H. (1953). Bücher mit Schimmelpilzbefall. Desinfections- und Konservierungsmöglichkeiten. Papier, 7, 13—14 : 235—239. — J i a m s T. M. (1932). Preservation of rare books and manuscripts in the Huntington library. Library quart., 2, 4 : 375—386. — K o n s e r w a c i a m a t e r i a ł ó w a r c h i-w a l n y c h. (1953). Red. Z. Wójcik. Praca zbiorowa. Warszawa. — K o w a l i k R. (1952). Mikroorganizmy niszczące papier zabytkowy. Medicyna dóswiadczalna i mikrobiologia, 4, 3 : 359—360. — K o w a l i k R. i J. S a d u r s k a. (1956a). Mikroorganizmy niszczące oprawy książkowe ze skóry. Acta microbiolog. polon., 5, 1—2 : 285—290. — K o w a l i k R. i J. S a d u r s k a. (1956б). Mikroflora niszcząca papier, skórę i pieczęcie woskowe występująca w powietrzu magazynow archiwalnych. Acta microbiolog. polon., 5, 1—2 : 277—284. — K r e s s O. a. ot (1925). Control of decay in pulp and pulp wood. (U. S. dept. of agricult.). Bull. № 1298. Washington. — L e v i D e l l a V i d a M. (1936). I microorganismi nemici del libro. Accad. e biblioteche d'Italia, 14, 4 : 234—250. — M i n i e r D. M. (1932). Mildew and books. Library journ., 57, 20 : 931—936. — R a b e n h o r s t P. (1907—1910). Kryptogamen Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz. Leipzig, 8 (1907), 9 (1910). — R a p e r K. B. a. Ch. T h o m. (1949). Manual of the Penicillia. — S a c c a r d o P. A. (1882—1931). Sylloge Fungorum, 1—25. — S a r t o r y A., R. S a r t o r y, J. J. M a y e r et H. B ä u m l e i. (1934). Essai de differentiation entre les champignons cellullolytiques parasites du papier. Compt. rend. des séanses de l'acad. des sci., 199 (seance du 6 aout.) : 439—442. — S e é P. (1919). Les maladies du papier piqué. — T h o m Ch. a. K. B. R a p e r. (1945). A manual of the Aspergilli. — W i d d e r A. (1933). L'action inhibitrice et destructrice de différents antiseptiques sur les champignons cellulophages, parasites du papier. These pour obtenir le grade de docteur de l'Université. Strasbourg.

Государственная публичная
библиотека им. М. Е. Салтыкова-Щедрина,
Ленинград.

A TAXONOMIC SURVEY OF FUNGI DWELLING ON PAPER, BOOKS AND PULP

By U. P. Niuksha

SUMMARY

Cases of damage caused to cellulose materials by fungi under the conditions of premises, are discussed in the article. Main attention is paid to the destruction of books and archives files. Physiological and ecological features of fungi dwelling on cellulose materials are described. A taxonomic survey of these fungi was compiled on the basis of the author's own data and of those of other authors. It comprises 266 species and 11 varieties (including 13 species of *Phycomycetes*, 43 species of *Ascomycetes* and 210 species from the group *Fungi imperfecti*) belonging to 105 genera. The frequency of occurrence is indicated for each species as well as the kind of material on which it was found.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Ю. Д. Сосков

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩЕЕ БЫСТРУЮ СУШКУ В ПУТИ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ГЕРБАРИЯ

Сообщение 2-е

С 2 рисунками

Ранее нами (Сосков, 1959) был описан способ сушки растений для гербария в пути при помощи особого приспособления — гербарной рамы, которая устанавливается на решетке кузова автомобиля. После дальнейшей эксплуатации гербарной рамы в те-



Рис. 1. Гербарная рама из углового железа с гербарными сетками.

чение 1958—1959 гг. в ее конструкцию были внесены некоторые усовершенствования, о которых мы считаем нужным доложить.

В последние два года нами успешно использовалась гербарная рама не из дерева, а цельнометаллическая, из углового железа толщиной 30 мм (рис. 1). Все части ее были сварены автогеном. Рама устанавливается под крышей крытого кузова, где опирается выступающими концами нижних продольных брусков (по типу деревянной рамы) на рейки каркаса. В гербарную раму можно вставлять 18—20 пар сеток с растениями, причем на каждую пару сеток приходится не менее 5 растений в бумажных рубашках с прокладками. Если растений для сушки много, а гербарных сеток недостаточно, в каждую сетку вкладывают по 10 растений или более, отделяя каждые 5 растений специальной прокладкой из плетеной металлической сетки; последняя изготовляется

из проволоки диаметром 1.2 мм с размером ячеек 10—12 мм, которая используется для гербарных сеток (Сосков, 1959, рис. 2, г). Чтобы отдельные куски проволоки плетеной сетки не спадались, в местах соприкосновения близ краев прокладки их связывают тонкой медной проволочкой. Прокладки имеют сквозные прямые просветы в четырех направлениях, которые создают необходимую вентиляцию внутри гербарной сетки с растениями. Предложенные нами прокладки успешно заменяют гофрированные алюминиевые прокладки, используемые в настоящее время во влажных тропиках (Lundell, 1946).

Применение гербарной рамы с прокладками увеличивает производительность труда при сушке растений для гербария. Сама гербарная рама при замене поделочного мате-



Рис. 2. Наиболее практический способ увязки пары гербарных сеток с растениями удвоенным кольцом из обыкновенной резиновой трубки сечением 10—12 мм.

риала стала прочнее и надежнее в эксплуатации. Новый способ увязки гербарных сеток при помощи резиновой трубки сечением 10—12 мм (рис. 2) вполне себя оправдал и заслуживает внедрения.

С целью дальнейшего усовершенствования данного приспособления для сушки растений автор считает необходимым уменьшить толщину гербарных сеток путем замены деревянной рамки на литую дюралюминиевую; это позволит более рационально использовать емкость гербарной рамы. Надо, чтобы в нее вмещалось не 20 пар гербарных сеток, а в $1^1/_2$—2 раза больше.

Литература

Сосков Ю. Д. (1959). Приспособление для быстрой сушки в пути растений для гербария. Бот. журн., 1. — Lundell C. L. (1946). A useful method for drying plant specimens in the field. Wrightia, 1, 2.

Ботанический институт
Академии наук Таджикской ССР,
Сталинабад.

(Получено 20 V 1960).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

С. А. Маркова и М. В. Марков

ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ НЕКОТОРЫХ ЛУГОВЫХ ЗЛАКОВ СО ЩАВЕЛЕМ КОНСКИМ (*RUMEX CONFERTUS* WILLD.)

Экспериментальная фитоценология — наука очень молодая, и работ в этой области геоботаники еще очень мало. На необходимость разработки вопросов экспериментальной фитоценологии указывается в резолюции, принятой 2-м делегатским съездом Всесоюзного ботанического общества по докладу В. Н. Сукачева на тему «О состоянии и перспективах развития ботаники в Советском Союзе» (1957 г.).

Особенно мало экспериментальных исследований в области изучения взаимоотношений растений в фитоценозах. Имеющиеся работы, говорит В. Н. Сукачев в своем докладе, в большинстве случаев полностью не закончены, не обработаны и неопубликованы. Во всех опубликованных работах констатируются факты положительного или отрицательного влияния растений друг на друга и очень слабо освещены причины и пути этих влияний.

Трудности выявления путей воздействия растений друг на друга в сообществе заключаются в сложности структуры растительных сообществ, включающих разные сочетания биологических и экологических типов растений и популяций в пределах одного вида. К этому следует добавить связанные с растительным сообществом животное население и микронаселение почвы, играющие немалую роль в определении взаимоотношений между компонентами сообщества. Среда растительного сообщества представляет собою сложный комплекс сред, создаваемых его компонентами. Распутать клубок взаимоотношений растений в сложном сообществе под силу только целому ряду работников разных специальностей, в совершенстве владеющих наиболее точными новейшими методами исследования. В настоящее время правильно организованных комплексных исследований в этой области почти нет, и ученые обычно решают рассматриваемые вопросы односторонне, в зависимости от направления проводимых работ. Исследователи, изучающие выделяемые высшими растениями летучие вещества — колины, считают эти вещества основой взаимоотношений растений в сообществе. Ученые, изучающие корневые выделения, приводят примеры, объясняющие влияние растений друг на друга посредством этих выделений, без учета других путей их взаимодействия. Таким образом, одни придают большее значение надземным частям растений, другие подземным. Варма (цит. по: Шенников, 1939) считает, что достаточно очень небольшой разницы в осмотическом давлении клеточного сока, чтобы организм, обладающий бóльшим давлением, имел преимущество и оказывался в лучшем положении по сравнению со своими соседями.

Наши исследования преследовали цель выяснить влияние некоторых луговых злаков на щавель конский, являющийся представителем крупностебельного разнотравья. В естественных сообществах мы постоянно встречаем травостои, состоящие из злаков и разнотравья, причем роль последнего особенно велика в поймах больших и малых рек. Конский щавель нередко ассоциируется с костром безостым, мятликом луговым, лисохвостом луговым и овсяницей луговой как в прирусловой, так и в центральной зонах поймы. Конский щавель в луговых сообществах является злостным сорняком, поэтому изучение его биологии важно не только с теоретической, но и с практической стороны.

Опыт, имевший целью выяснить взаимоотношения конского щавеля с некоторыми луговыми злаками, был заложен в 1954 г. на биостанции Казанского университета. Подопытными растениями были: конский щавель (*Rumex confertus* Willd.), костер безостый (*Bromus inermis* Leyss.), овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.), овсяница красная (*F. rubra* L.) и лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* L.) Были использованы кирпичные ящики размером 100×100×30 см. Опыт был заложен в следующих вариан-

тах: щавель+костер,[1] щавель — костер, щавель+овсяница луговая, щавель — овсяница луговая, щавель+овсяница красная, щавель — овсяница красная, щавель+лисохвост, щавель — лисохвост.

Растения были высеяны рядками с шириной междурядий в 15 см. Число растений в рядке: злаков 20 экземпляров, щавеля 10—13 экземпляров. Корни изолировались шифером до глубины 30 см.

Почва во всех ящиках была одинаковая, среднеподзолистая, супесчаная; она была взята из пахотного слоя полевого участка биостанции.

Наблюдения за ростом и развитием растений проводились в течение 4 лет (1954—1957 гг.). Осенью 1957 г. растения были выкопаны вместе с корнями, после чего мы произвели анализ их надземных и подземных частей; в 1954, 1955 и 1956 гг. мы срезали и учитывали только надземную массу растений.

Посев был произведен весной 1954 г. 9 августа этого же года мы подсчитали число растений щавеля и число его листьев (по рядкам), а также среднее число листьев на одно растение (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Число листьев щавеля в зависимости от условий опыта на первом году жизни (9 VIII 1954)

Варианты опыта	Число растений на 1 кв. м	Число листьев на 1 кв. м	Среднее число листьев на 1 растение
Щавель + костер	30	117	3.9
Щавель — костер	30	153	5.1
Щавель + овсяница луговая	41	139	3.4
Щавель — овсяница луговая	40	200	5.0
Щавель + овсяница красная	30	162	5.4
Щавель — овсяница красная	30	165	5.5
Щавель + лисохвост луговой	30	133	4.4
Щавель — лисохвост луговой	29	139	4.8

Эта таблица показывает, что щавель, при изоляции его корней от корней злаков, развивался лучше и образовал большее число листьев в розетке. Особенно резко это выявилось при изоляции корней щавеля от корней костра и овсяницы луговой; на соседство с овсяницей красной щавель реагирует слабо.

11 сентября 1954 г. были срезаны все надземные побеги злаков и все листья щавеля, причем у последнего учитывалось не только общее число листьев, но и количество отмерших (высохших) листьев, расположенных в нижней части розетки.

Оказалось, что соотношение между количеством зеленых и сухих листьев меняется в зависимости от компонента, с которым растет щавель, и под влиянием изоляции или контакта его корней с корнями этого компонента (табл. 2).

Из этой таблицы видно, что общее количество листьев у щавеля больше в том случае, когда его корни изолированы от корней злаков. Исключение из этого правила представлял вариант опыта, где щавель произрастал с овсяницей красной. Овсяница красная при наличии контакта ее корней с корнями щавеля стимулирует образование листьев у последнего (на что указывает общее число его листьев) и в то же время ускоряет процесс их засыхания.

Масса листьев щавеля также различна в разных опытах, причем при изоляции его корней от корней костра и лисохвоста она вдвое больше, нежели без изоляции. Особенно положительно реагирует щавель на изоляцию от корней овсяницы луговой: в этом случае его масса возрастает почти в 4 раза. Овсяница красная, наоборот, при наличии контакта корней положительно влияет на рост щавеля.

Учет массы злаков на первом году жизни растений был сделан одновременно с учетом массы щавеля на площади, равной 1 кв. м. Масса всех злаков оказалась выше в том случае, когда их корни не были изолированы от корней щавеля. Так, масса костра при совместном произрастании со щавелем равнялась 97.4 г, а при изоляции корней лишь 33 г. Масса овсяницы луговой без изоляции ее корней от корней щавеля равнялась 50.4 г, а с изоляцией — 34.4 г. У овсяницы красной масса соответственно составляла 34 и 23.9 г.

[1] Здесь и во всех таблицах знак + обозначает отсутствие изоляции корней, а знак — наличие изоляции корней обоих видов.

ТАБЛИЦА 2

Количество зеленых и засохших листьев (на 1 кв. м) у щавеля в конце первого года жизни в зависимости от условий опыта (11 IX 1954)

Варианты опыта	Количество зеленых листьев	Количество сухих листьев	Общее количество листьев	Процент зеленых листьев	Процент сухих листьев
Щавель + костер .	85	50	135	63	37
Щавель — костер .	121	57	179	68	32
Щавель + овсяница луговая . .	72	51	123	59	41
Щавель — овсяница луговая . .	136	80	216	63	37
Щавель + овсяница красная . . .	86	108	194	45	55
Щавель — овсяница красная . . .	68	117	185	37	63
Щавель + лисохвост луговой . . .	83	66	149	56	44
Щавель — лисохвост луговой . . .	149	60	209	71	29

Таким образом, в первый год жизни щавель, как правило, развивался лучше при изоляции его корней от корней злаков, тогда как злаки, наоборот, давали бóльшую массу при контакте со щавелем.

В 1955 г. (на втором году жизни), начиная с самой ранней весны растения в различных вариантах опыта развивались по-разному. Об этом говорит табл. 3, в которой сведены данные, характеризующие высоту растений, количество генеративных побегов у злаков и количество листьев у щавеля на 26 мая и 7 июня 1955 г.

ТАБЛИЦА 3

Развитие злаков и щавеля в зависимости от условий опыта на втором году жизни (1955 г.; расчет на 1 кв. м)

Варианты опыта	Злаки			Щавель		
	высота (в см)		количество генеративных побегов	высота (в см)		количество листьев в розетках
	26 мая	7 июня		26 мая	7 июня	
Костер + щавель	23.8	33.3	13	15.2	28.0	123
Костер — щавель	16.3	29.0	7	10.4	22.0	138
Овсяница луговая + щавель	15.5	16.5	18	10.3	16.2	148
Овсяница луговая — щавель	11.6	16.6	17	11.6	23.1	158
Овсяница красная + щавель	22.6	45.0	170	18.0	27.5	133
Овсяница красная — щавель	14.3	40.0	50	14.3	21.2	159
Лисохвост + щавель . . .	18.1	25.0	—	15.8	23.5	156
Лисохвост — щавель . . .	17.4	—	—	16.5	25.0	172

Из этой таблицы видно, что при совместном произрастании со щавелем (без изоляции корней) у костра количество генеративных побегов было вдвое больше, а у овсяницы красной в $3^1/_2$ раза больше, чем при изоляции их от корней щавеля.

Укосная масса, взятая 7 июля 1955 г., дает представление о количестве побегов и воздушно-сухом весе их (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Число побегов и воздушно-сухая масса растений на 1 кв. м в зависимости от условий опыта на втором году жизни (1955 г.)

Варианты опыта	Злаки		Щавель
	общее количество побегов	масса (в г)	масса (в г)
Костер + щавель	620	96.42	12.85
Костер — щавель	244	53.59	37.09
Овсяница луговая + щавель	344	43.90	13.07
Овсяница луговая — щавель	450	37.10	35.75
Овсяница красная + щавель	1498	115.65	76.95
Овсяница красная — щавель	1603	77.93	52.44
Лисохвост + щавель	280	23.75	22.57
Лисохвост — щавель	287	—	27.50

В 1956 г. щавель образовал генеративные побеги, достигавшие высоты 1 м, с крупными листьями и явно затенял растущие с ними по соседству злаки, как изолированные от его корней, так и не изолированные.

Изучение посевов весной 1956 г. показало, что общее состояние злаков, росших без изоляции их корней от корней щавеля, было лучше по сравнению со злаками с изолированными корнями. Щавель, наоборот, образовал больше генеративных побегов и быстрее рос, когда его корни были изолированы от корней злаков. Исключение из этого правила составлял вариант с красной овсяницей: при совместном произрастании с ней щавель без изоляции корней развивался лучше, чем при изоляции.

Затенение щавелем сказалось на костре, который в 1956 г. был представлен лишь вегетативными побегами; ничтожное количество генеративных побегов образовал лисохвост; овсяницы луговая и красная цвели и плодоносили, сформировав значительное количество генеративных побегов.

Учет растительной массы был сделан 19 сентября 1956 г. (табл. 5).

Накопление массы, образование генеративных побегов и семенная продуктивность растений являются показателями условий их местообитания: при наличии благоприятных экологических факторов эти показатели выше. Данные учета растений на третьем году их жизни показали, что щавель при изоляции его корней от корней злаков (костра и овсяницы луговой) растет и развивается несравненно лучше, дает бóльшую вегетативную массу и бóльшую массу семян. Очевидно, что корни этих злаков влияют отрицательно на рост щавеля, причем особенно заметное неблагоприятное действие оказала в нашем опыте овсяница луговая. Щавель при совместном произрастании с ней дал массу в 4 раза меньшую, так как он образовал относительно мало облиственные вегетативные побеги и не развил генеративных.

Средняя масса каждого листа щавеля (крупного, среднего и мелкого) при изоляции его корней от корней овсяницы луговой в 2—3 раза выше, чем его масса при отсутствии такой изоляции. Овсяница луговая задерживает рост щавеля, сама растет и развивается лучше в присутствии его корней; она дает при этом вдвое бóльшую вегетативную массу и больше семян, что связано с увеличением образования генеративных побегов. Лисохвост и особенно овсяница красная, наоборот, при наличии контакта их корней с корнями щавеля положительно влияют на него. Щавель в присутствии корней овсяницы красной образует большее число генеративных побегов, хорошо облиственные вегетативные побеги и отличается высокой семенной продуктивностью. Если вес крупных, средних и мелких листьев щавеля без изоляции его корней от корней овсяницы красной равняется соответственно 4.15, 1.90 и 0.66 г, то при изоляции его корней он составлял 2.80, 0.97 и 0.39 г. Урожай семян щавеля при совместном произрастании с овсяницей красной равнялся 69.8 г, тогда как при изоляции его корней лишь 14.8 г.

В 1957 г., на четвертом году жизни растений, щавель разросся необыкновенно сильно, образовал большое число хорошо облиственных генеративных побегов, достигавших высоты 130 см, и еще больше укороченных вегетативных побегов с листьями, имевшими черешки длиной до 50 см и длинные, широкие листовые пластинки. Затенение злаков щавелем очень отрицательно сказалось на их росте и повлекло за собой резкое уменьшение их массы. Щавель разросся очень хорошо как без изоляции, так и при изоляции его корней от корней злаков, тем не менее, разница в его росте и раз-

витии в зависимости от условий, проявившаяся в первые годы, сохранилась и на четвертом году жизни. Эта разница сказалась на общем количестве побегов, высоте и количестве генеративных побегов, толщине стебля, на длине соцветий, семенной продуктивности, массе и длине корней, а также на величине поверхности листьев, играющей столь важную роль в фотосинтезе и накоплении сухого вещества (табл. 6 и 7).

ТАБЛИЦА 5

Количество побегов и воздушно-сухая масса растений на третьем году жизни (1956 г.) на 1 кв. м в зависимости от условий опыта

Варианты опыта	Количество побегов: вегетативных	Количество побегов: генеративных	Количество побегов: масса (в г)	Запас отава: количество побегов	Запас отава: масса (в г)	Запас + отава (масса в г)	Вес семян (в г)
Злаки							
Костер + щавель . . .	681	1	82.20	446	43.25	125.45	Нет
Костер — щавель . . .	271	—	37.40	179	13.10	50.50	Нет
Овсяница луговая + щавель	395	110	53.10	346	26.90	80.00	7.2
Овсяница луговая — щавель	278	43	29.50	416	23.10	52.60	3.6
Овсяница красная + щавель	2267	185	57.90	4085	45.00	102.90	3.9
Овсяница красная — щавель	1320	107	58.30	2909	37.20	95.50	2.3
Лисохвост + щавель .	620	1	38.37	294	15.90	54.27	Нет
Лисохвост — щавель .	397	4	29.80	180	12.20	42.00	Нет

Варианты опыта	Запас: масса побегов (в г): генеративных	Запас: масса побегов (в г): вегетативных	Запас + отава (масса в г)	Масса одного листа (в г): крупного	Масса одного листа (в г): среднего	Масса одного листа (в г): мелкого	Вес семян (в г)
Щавель							
Щавель + костер	184.3	151.5	335.8	2.96	2.15	0.26	50.50
Щавель — костер	241.5	167.9	409.4	4.05	1.64	0.72	133.80
Щавель + овсяница луговая	51.0	46.8	97.8	1.27	0.51	0.25	—
Щавель — овсяница луговая	229.0	245.1	474.1	3.77	1.28	0.40	9.10
Щавель + овсяница красная	193.2	38.6	231.8	4.15	1.90	0.66	69.80
Щавель — овсяница красная	76.1	81.6	157.7	2.80	0.97	0.39	14.80
Щавель + лисохвост	59.9	106.5	166.4	2.52	0.81	0.23	—
Щавель — лисохвост	98.4	40.0	138.6	1.10	0.35	0.16	12.60

Для выяснения путей взаимного влияния растений друг на друга применялись физиологические методы исследования, — определялись: интенсивность транспирации листьев, общее содержание в них воды, осмотическое давление клеточного сока, количество золы в листьях. Одновременно брались пробы для определения содержания воды в почве и кислотности почвы. Кроме того, в почву был внесен меченый фосфор (P^{32}) и учитывалось его поглощение растениями (по количеству импульсов, регистрируемых соответствующим счетчиком). Полученные данные сведены в табл. 8 и 9.

ТАБЛИЦА 6

Изменение массы растений (в г на 1 кв. м) по годам

Варианты опыта	1954 г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.
Злаки				
Костер + щавель	97.4	96.42	125.45	37.85
Костер — щавель	33.0	53.59	50.50	12.50
Овсяница луговая + щавель	50.5	43.90	80.00	34.37
Овсяница луговая — щавель	34.4	37.10	52.60	12.12
Овсяница красная + щавель	34.0	115.65	102.90	69.20
Овсяница красная — щавель	23.9	77.93	95.50	51.17
Лисохвост + щавель	—	23.75	54.27	33.07
Лисохвост — щавель	—	—	42.00	13.40
Щавель				
Щавель + костер	9.85	12.85	335.8	697.21
Щавель — костер	17.25	37.09	409.4	898.36
Щавель + овсяница луговая	4.75	13.07	97.8	283.68
Щавель — овсяница луговая	17.00	35.75	474.1	1018.93
Щавель + овсяница красная	20.20	76.95	231.8	659.52
Щавель — овсяница красная	10.55	52.44	157.7	511.28
Щавель + лисохвост	8.40	22.57	166.4	300.44
Щавель — лисохвост	15.00	27.50	138.6	336.70

ТАБЛИЦА 7

Развитие щавеля к концу 4-го года жизни в зависимости от условий опыта (1957 г.; расчет на 1 кв. м)

Варианты опыта	Общее число побегов	Число вегетативных побегов	Число генеративных побегов	Средняя высота генеративных побегов (в см)	Урожай семян (в г)	Семенная продуктивность на 1 побег (в г)	Масса корней (в г)	Длина корней (в см)
Щавель + костер	28	9	19	114.4	386.83	26.36	664.84	1932.9
Щавель — костер	43	17	26	117.9	567.40	21.80	543.69	2043.7
Щавель + овсяница луговая	27	15	12	105.3	112.37	9.36	329.85	853.5
Щавель — овсяница луговая	63	31	32	114.0	263.38	8.23	1004.69	2607.5
Щавель + овсяница красная	30	13	17	122.3	351.18	20.65	522.05	1201.5
Щавель — овсяница красная	43	25	18	103.1	263.52	14.60	612.20	2089.3
Щавель + лисохвост	44	25	6	102.5	73.17	12.3	398.16	917.0
Щавель — лисохвост	33	27	19	139.2	81.80	4.3	485.13	2082.0

Приведенные в табл. 8 данные показывают, что общее содержание воды в листьях щавеля выше, когда его корни изолированы от корней злаков. Возможно, что корни злаков, находящиеся ближе к поверхности почвы, перехватывают почвенную влагу, не допуская ее к корням щавеля. Корни щавеля при изоляции их от корней злаков используют больше влаги и снабжают ею листья. Содержание влаги в почве также выше под щавелем, растущим изолированно от злаков. Осмотическое давление клеточного сока у щавеля в большинстве случаев выше при отсутствии изоляции его корней от корней злаков. Исключением из этого правила явился щавель, росший в соседстве с овсяницей луговой.

ТАБЛИЦА 8

Физиологические показатели щавеля в различных условиях опыта

Варианты опыта	Содержание воды в почве (в % от веса сырой почвы)	pH почвы	Содержание общей воды в листьях (в % от сырого веса)		Осмотическое давление клеточного сока в листьях (в атмосферах)	Транспирация (в мг за 1 час на 1 кв. дм листовой поверхности)	Поглощение P^{32} растениями (в импульсах счетчика)
	1956 г.	1955 г.	1955 г.	1956 г.	1956 г.	1954 г.	1955 г.
Щавель + костер	14.17	6.8	83.5	79.68	3.70	1114	4
Щавель — костер	16.40	6.7	84.8	83.26	3.43	1533	32
Щавель + овсяница луговая	14.85	7.17	83.26	83.30	4.22	1742	44
Щавель — овсяница луговая	15.60	6.76	85.92	83.20	5.29	1931	52
Щавель + овсяница красная	14.10	6.66	83.30	82.30	3.70	1354	44
Щавель — овсяница красная	15.55	6.50	84.00	82.60	2.64	1351	56
Щавель + лисохвост	13.30	6.83	82.20	74.60	5.29	1651	36
Щавель — лисохвост	15.25	6.50	84.00	76.96	4.75	1965	52

Транспирация листьев щавеля также различна в разных вариантах опыта. Листья щавеля на единицу поверхности обычно испаряют больше влаги, когда его корни изолированы от корней злаков; значительная разница в интенсивности транспирации отмечена при изоляции щавеля от корней костра, овсяницы луговой и лисохвоста. Интенсивность транспирации щавеля говорит об активности его жизненных процессов и тесно связана с накоплением им органических веществ.

Табл. 9 дает представление о физиологических процессах, протекающих в листьях злаков, растущих без изоляции и при изоляции их корней от корней щавеля.

Как видно из этой таблицы, содержание общей воды в листьях злаков при совместном произрастании их со щавелем обычно несколько меньше, нежели при изоляции их корней от щавеля. Причиной этого является борьба за воду между компонентами травосмеси. Содержание воды в почве под злаками, при изоляции их корней от корней щавеля, несколько выше.

Осмотическое давление клеточного сока у злаков при совместном произрастании их со щавелем ниже; при отсутствии контакта с корнями щавеля корни злаков обладают большей сосущей силой.

У всех злаков количество зольных веществ повышается, когда их корни не изолированы от корней щавеля. Злаки при совместном произрастании со щавелем накапливают бóльшую массу сухого вещества по сравнению со злаками, растущими изолированно от него. Объясняется это тем, что щавель подкисляет почву с помощью своих корней (на что указывает определение pH в почве) и тем самым способствует лучшему усвоению злаками минеральных веществ. Об этом же говорят и данные опытов с меченым фосфором, который был внесен на делянки в растворенном виде в первой половине июля. Во всех случаях при внесении меченого фосфора количество его в листьях злаков было больше при изоляции их корней от корней щавеля. Это говорит о том, что при наличии контакта корней щавеля и злаков последние, до внесения P^{32}, были

обеспечены фосфором значительно лучше по сравнению со злаками с изолированными корнями.

В результате проделанной работы можно сделать следующие выводы.

1. При совместном произрастании злаков и конского щавеля наблюдается их взаимное влияние как через надземные, так и через подземные части.

ТАБЛИЦА 9

Физиологические показатели злаков в различных условиях опыта

Варианты опыта	Содержание воды в почве (в % от веса сырой почвы)	pH почвы	Содержание общей воды в листьях (в %) от сырого веса		Осмотическое давление клеточного сока (в атмосферах)	Зола (в % от абсолютно сухого веса)	Поглощение P^{32} растениями (в импульсах счетчика)
	1956 г.	1955 г.	1955 г.	1956 г.	1956 г.	1954 г.	1955 г.
Костер + щавель	14.17	6.80	62.59	67.85	3.82	11.92	40
Костер — щавель	14.60	6.92	68.20	66.83	8.42	11.45	44
Овсяница луговая + щавель	14.85	7.17	70.25	74.20	3.62	16.91	44
Овсяница луговая — щавель	14.75	7.25	72.02	88.10	9.00	12.76	52
Овсяница красная + щавель	14.10	6.65	82.30	83.30	6.98	16.46	20
Овсяница красная — щавель	14.95	7.15	82.60	84.00	11.43	11.95	72
Лисохвост + щавель	13.30	6.83	64.40	67.90	3.38	16.31	48
Лисохвост — щавель	13.40	—	64.80	70.20	4.75	—	88

2. Щавель, подкисляя почву, обеспечивает перевод труднодоступных для злаков питательных соединений в более доступные; благодаря этому при наличии контакта корней злаков с корнями щавеля первые получают из почвы больше питательных веществ и лучше развиваются.

3. Злаки, с их более поверхностной корневой системой, отрицательно влияют на водный режим щавеля и этим самым подавляют его развитие. При изоляции корней щавеля от корней злаков он развивается лучше.

4. Злаки, влияя отрицательно на щавель, задерживают развитие его генеративных побегов; тем не менее, на четвертом году жизни щавель все же развивает генеративные побеги, сильно затеняющие злаки, благодаря чему рост последних резко ухудшается. С этого времени начинает сказываться отрицательное влияние щавеля на злаки, влекущее за собою снижение их урожая.

Литература

Г р ю м м е р Г. (1957). Взаимное влияние высших растений — аллелопатия. — Д о м о н т о в и ч М. К. и А. Г. Ш е с т а к о в. (1929). Влияние смешанного посева злаков с лупином, гречихой и горчицей на использование фосфорита злаками. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 22, 1. — К у з н е ц о в а Н. М. (1957). К вопросу о взаимоотношениях между верховыми длиннокорневищными злаками — канареечником тростниковым, костром безостым, пыреем ползучим и вейником наземным. Тр. Казанск. с.-х. инст., 36. — М а р к о в М. В. (1956). Вопрос о взаимоотношениях между растительными организмами, входящими в состав растительного сообщества. Бот. журн., 2. — М а р к о в а С. А. (1955). К вопросу влияния растений друг на друга в растительном сообществе. Уч. зап. Казанск. гос. унив. (Тр. Общ. естествоиспыт.), 115, 8. — М а р к о в а С. А. (1956). К вопросу о влиянии растений друг на друга в растительном сообществе. Уч. зап. Казанск. гос. унив. (Тр. Общ.

естествоиспыт.), 116, 14. — Работнов Т. А. и Д. И. Алмазова. (1953). К биологии конского щавеля. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биолог., 58, 6. — Сочава В. Б. (1926). Опыт фитосоциологического анализа взаимодействия между индивидами некоторых луговых растений. Журн. Русск. бот. общ., XI, 1—2. — Сукачев В. Н. (1953). О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. Сообщ. Инст. леса, 1. — Шенников А. П. (1939). Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями. Сб., посвящ. акад. В. Л. Комарову. — Шенников А. П. (1944). Заметки по биологии злаков. Сравнение конкурентных свойств злаков. Сов. бот., 1.

Казанский государственный университет.

(Получено 16 VI 1960).

В. А. Гаврилюк

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ПЕРИОДА ПЛОДОНОШЕНИЯ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧУКОТКИ

С 3 рисунками

О своеобразии периода плодоношения у растений Крайнего Севера мы встречаем отдельные указания в известном труде А. Ф. Миддендорфа (1860—1867). Там он, в частности, впервые обращает внимание на одно из самых интересных явлений в биологии растений — на созревание плодов под снегом. Это наблюдение было подтверждено затем исследованиями Б. А. Тихомирова (1950, 1956). Некоторые данные по затронутому вопросу имеются в работах Чьельмана (Kjellman, 1885) и Чьильмана (Kihlman, 1890).

В одном из исследований по биологии цветения арктических растений Экстам (Ekstam, 1897) констатирует образование плодов у некоторых видов Новой Земли. То же самое указывается в работе Хёга (Høeg, 1932) для Шпицбергена.

Довольно детальные исследования семенной продуктивности растений альпийской зоны финской Лапландии проведены Сёйринки (Söyrinki, 1939). В дальнейшем некоторые вопросы в данной области освещались Б. А. Тихомировым (1950, 1951а, 1951б). Однако все эти работы в основном касаются лишь немногих видов, носят довольно общий характер и не дают представления ни о продолжительности периода плодоношения, ни о семенной продуктивности. Вместе с тем оба эти вопроса представляют несомненный интерес в познании биологии тундровых растений.

Излагаемые ниже исследования проводились в районе юго-восточной оконечности Чукотского полуострова. Суровый климат, обусловливаемый в значительной степени влиянием холодного Берингова моря, ограничивает возможности произрастания многих видов растений, благодаря чему растительность здесь слагается безлесными кустарничковыми тундровыми сообществами. С другой стороны, не особенно северное положение (южнее полярного круга) и горный характер местности создают разнообразие экологической среды, определяемой различной экспозицией склонов, глубиной снежного покрова, увлажнением, защищенностью от ветров. Благодаря этому, а также в силу истории формирования данной флоры (Сочава, 1944; Тихомиров, 1957), состав ее разнообразен, — она насчитывает свыше 300 видов (цветковых).[1]

Вегетационный период в наиболее оптимальных условиях (защищенные места южных склонов со снежным покровом от 40 см до 1 м) достигает 100—110 дней; во многих случаях, когда снежный покров бывает весьма глубоким (местами до 10—12 м), продолжительность его сокращается до 30 и менее дней, приходящихся на август (конец лета и начало осени). Однако конец мая и первая декада июня, на которые приходится начало вегетационного периода, когда он является наиболее продолжительным (90—110 дней), отличаются еще довольно низкими температурами воздуха и почвы (особенно в ночное время). Причиной этого является главным образом снежный покров, занимающий в указанное время 90—75% площади. Растения же, освобождающиеся из-под него в конце лета и в течение июля, попадают в наиболее благоприятные условия. Рост и развитие их, по сравнению с растениями ранних сроков вегетации, очень сильно ускоряются. Данное явление, отмечаемое и другими исследователями (Sörensen, 1941; Billings a. Bliss, 1959), имеет очень важное значение в жизни аркти-

---

[1] В сохранении теплолюбивых элементов несомненное значение имеют и горячие источники, локализованные как в районе исследований, так и в некоторых других прибрежных районах Чукотки.

ческих растений, где снежный покров является одним из ведущих экологических факторов.

С другой стороны, при очень глубоком снеге (7—9 м) вегетация начинается при постепенном уменьшении притока тепла. Цветение многих видов при таких обстоятельствах часто прерывается наступлением регулярных осенних ночных морозов.

Таковы, вкратце, особенности вегетационного периода исследованной местности. Некоторые температурные показатели его приведены в работе Б. А. Тихомирова (1957).

По количеству дней плодоношения [1] изученные растения можно подразделить на следующие группы (табл. 1):

ТАБЛИЦА 1

Продолжительность периода плодоношения у некоторых растений Чукотки

Группы по продолжительности плодоношения	Вид	Продолжительность вегетации (в днях [2])	Период плодоношения (в днях)	Отношение плодоношения ко времени всей вегетации (в %)
I	*Cassiope tetragona*	112	72	64.0
	Loiseleuria procumbens	118	50	42.0
	Ledum decumbens	102	65	63.7
	Rhododendron kamtschaticum	90	60	66.6
II	*Diapensia obovata*	112	48	42.8
	Dryas punctata	118	40	34.0
	Silene acaulis	96	40	41.6
	Saxifraga oppositifolia	96	42	43.7
III	*Acomastylis rossii*	86	34	39.0
	Anemone parviflora	65	38	58.0
	Minuartia arctica	79	35	45.5
	Salix reticulata	70	38	54.3
IV	*Draba pseudopilosa*	95	28	27.3
	Minuartia rubella	73	20	22.0
	Parnassia kotzebuei	78	28	34.0
	Gentiana nutans	65	20	29.2

I — растения с очень продолжительным периодом плодоношения (50—75 дней, — очень долгоспелые);

II — растения с продолжительным периодом плодоношения (40—50 дней, — долгоспелые).

III — растения со средним по длительности периодом плодоношения (30—40 дней, — среднеспелые);

IV — продолжительность плодоношения незначительная (менее 30 дней, — скороспелые).

Интересно отметить, что к первой группе относятся почти все представители семейства *Ericaceae* Чукотки. Несмотря на то что при раннем стаивании снега период вегетации у вечнозеленых его представителей может достигать 118 дней, время плодоношения, например у *Cassiope tetragona*, составляет до 70% от всего вегетационного периода.

Длительным является этот период и у всех видов, имеющих сочные плоды: *Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Rubus chamaemorus* (последние два вида в данных условиях приносят плоды чрезвычайно редко). У водяники *Empetrum hermaphroditum*, например, плодоношение длится 58—54 дня. Но и после приобретения характерной темно-лиловой (почти черной) окраски плоды ее продолжают оставаться на растении, сохраняясь всю зиму и часть весеннего периода.

Наиболее скороспелыми являются мелкие сухие плоды видов из семейств *Caryophyllaceae*, *Portulacaceae*, *Compositae*, некоторые *Cruciferae* (*Cochlearia*, *Draba*). Быстро

---

[1] За период плодоношения мы приняли время от завязывания плодов до момента их созревания. Включать сюда и время рассеивания семян (Бейдеман, 1954) считаем нецелесообразным, так как это вносит не поддающуюся учету разницу во времени плодоношения.

[2] При самом раннем выходе из-под снега.

созревают плоды у всех *Gentianaceae*, особенно у *Gentiana tenella*, *G. auriculata* и *G. nutans*.

Что касается такого широко распространенного семейства, как *Cyperaceae*, то продолжительность периода плодоношения у его представителей значительна: у *Eriophorum scheuchzeri* она достигает 60 дней, а у *Carex stans* 40 дней.

От глубины снежного покрова в огромной степени зависит длительность вегетационного периода. Перемещаясь по местности за тающим снегом, мы, тем самым, будем двигаться за весной, которая растягивается за счет его неравномерного распределения. Для южных, хорошо обогреваемых склонов пределом такого «перемещения весны» является снежный покров до 10—12 м глубиной. При большей глубине снега высшая растительность отсутствует. На северных склонах то же самое имеет место уже при глубине снега 6—7 м.

Некоторые виды оказываются весьма устойчивыми к мощному снежному покрову, например, *Cassiope tetragona*, *Phyllodoce coerulea*, *Acomastylis rossii*. Благодаря этому их можно встретить на местах с глубиной снега от 40—50 см до 9—10 м. На рис. 1 представлена продолжительность периода плодоношени трех таких видов в зависимости от времени его начала. Для каждого вида приведено несколько сроков начала и конца плодоношения.

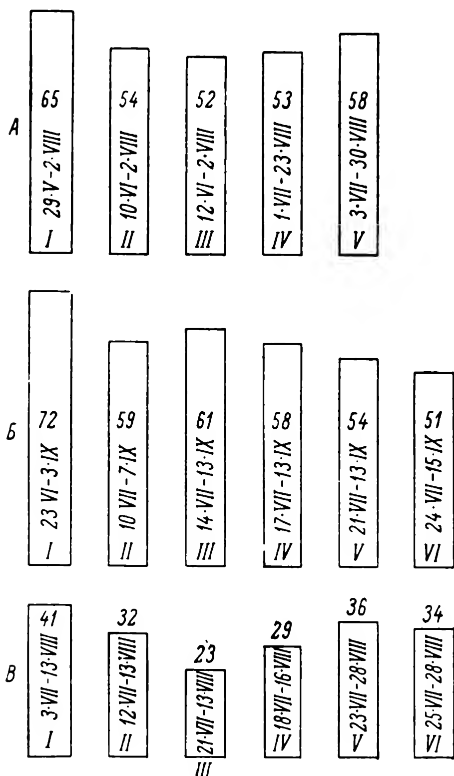


Рис. 1. Длительность периода плодоношения в зависимости от даты его начала: *А* — *Empetrum hermaphroditum* Hag.; *Б* — *Cassiope tetragona* (L.) D. Don.; *В* — *Acomastylis rossii* (R. Br.) Greene. Цифры: *вверху колонок* — продолжительность плодоношения (в днях); *в середине* — начало и конец периода плодоношения; *римские цифры* — сроки наблюдений.

У *Empetrum hermaphroditum* (рис. 1, *А*) начиная с третьего срока (приближение к осени) наблюдается увеличение периода плодоношения, связанное с ухудшением температурных условий. Тем же объясняется удлиненный период плодоношения в первый срок (охлаждающее действие снежников).

У *Cassiope tetragona* (рис. 1, *Б*) значительно больший период плодоношения растений в первый срок вызван теми же причинами, что и в предыдущем случае. Резкое его уменьшение во второй срок объясняется тем, что развитие растений пришлось в этом случае на наиболее благоприятную пору вегетационного сезона, с наивысшими температурами воздуха и почвы. Затем, после незначительного увеличения в третий срок, продолжительность периода плодоношения снова снижается. Это происходит вследствие ускорения созревания плодов под действием осенних похолоданий и ночных заморозков со второй половины августа. Вполне вероятно, что значительное влияние на этот процесс имеет интенсивное накопление (за 1—1.5 месяца до конца вегетации) антоциана, улучшающего тепловой режим растения (Lippmaa, 1929). Явление осеннего ускорения созревания под действием заморозков, способствующих перестройке обмена веществ, происходит ежегодно в массовых масштабах у многих видов (группы среднеспелых и долгоспелых): *Dryas punctata*, *Rhododendron kamtschaticum*, *Ledum decumbens* и др. Однако оно наблюдается лишь в том случае, когда семена внутри плода достигли определенной степени сформированности, превышающей молочную спелость.

На последнем примере (рис. 1, *В*) — у *Acomastylis rossii*, обладающей гораздо более коротким периодом плодоношения, нежели два предыдущих вида, хорошо видно влияние уже указанных факторов: неблагоприятных условий при раннем и позднем плодоношении (первый и последние сроки) и наиболее оптимальных условий (третий срок). Постепенное увеличение периода плодоношения наблюдается по мере наступления осени (четвертый и последующие сроки).

В некоторых случаях рассеивание плодов (у *Dryas punctata*, *Sieversia glacialis*) происходит еще тогда, когда околоплодник не приобрел характерных признаков полной спелости (побурение и засыхание), когда он еще совершенно зеленый и невысохший. Семена внутри таких плодов вполне развиты и нормальные.

Таким образом, продолжительность периода плодоношения даже у одного вида подвержена значительным колебаниям. Эти колебания зависят главным образом от сроков плодоношения, которые, как мы уже знаем, могут приходиться на разные периоды вегетационного сезона.

Урожай плодов и семян в данной местности зависит от ряда внешних факторов. которые мы описываем ниже (а—в).

а. **Метеорологические факторы.** Сильные ветры местами полностью уничтожают цветки у растений, имеющих сравнительно длинные цветоносы (до 9—10 см), например у *Sieversia glacialis*; кроме того, у ветроопыляемых растений возможен унос пыльцы ветром. Густые моросящие туманы, продолжающиеся иногда неделю и более, губят раскрытые цветки и прекращают деятельность шмелей (так же как и других насекомых-



Рис. 2. Цветение куропаточьей травы (*Dryas punctata*) на южных склонах гор.

опылителей). Кратковременные ночные заморозки во время цветения заметно не влияют на обилие плодов.

б. **Насекомые-опылители.** В данных условиях наиболее существенное значение имеют шмели (Bombus Lapponicus и B. hyperboreus). Список растений, посещаемых ими, весьма значителен — свыше 20 видов. Наиболее посещаемы: все виды *Pedicularis*, *Lagotis minor*, все виды *Dryas*, все *Leguminosae*, *Phyllodoce coerulea*, *Vaccinium uliginosum*, *Arctous aplina* и др. Необходимо при этом отметить часто наблюдаемую специализацию насекомых, выражающуюся в посещении ими цветков одного вида, особенно при массовом его цветении. Чаще это наблюдалось у Bombus hyperboreus по отношению к *Phyllodoce coerulea*, *Dryas punctata*, *Vaccinium uliginosum* и др. Эксперимент по изоляции соцветий *Oxytropis borealis* и *O. maydeliana* показал, что при этом плоды совсем не образуются. В солнечный день нами зарегистрировано посещение одной особью Bombus hyperboreus 24 цветков *Dryas punctata* в 1 минуту, в другой раз (при тех же условиях) 29 цветков *Phyllodoce coerulea*. Посещению столь многочисленных цветков благоприятствует скученное произрастание растений этих видов, дружность цветения (рис. 2 и 3), яркий цвет венчика, расположение цветков над вегетативной частью растений, обилие пыльцы (*Dryas punctata*) или нектара (*Loiseleuria procumbens*, *Phyllodoce coerulea*, *Vaccinium uliginosum*). Отметим, что наличие аромата не всегда привлекает насекомых. Посещение таких видов, как *Eritrichium villosum* и *Parrya nudicaulis*, обладающих сильным ароматом, ни шмелями, ни другими насекомыми не наблюдалось.

Чтобы подчеркнуть насколько велико значение шмелей как опылителей, добавим, что в рабочем состоянии их приходилось наблюдать в дождливые (при густом моросящем дожде) и ветреные дни, когда температура воздуха была 4—5°. Посещают они цветки и поздним вечером и даже в ночное время (в 2 часа при восходе солнца). Более

того, при ранних сроках цветения (24—29 VI) *Dryas punctata* плодов совершенно не образует. Июльские же сроки цветения приносят обильные плоды. Одной из вероятных причин этого, по-видимому, является отсутствие опылителей при ранних сроках цветения.

в. **Влияние других животных.** Многочисленные стайки мелких птиц из воробьиных очень часто уничтожают в массовых количествах семена *Sieversia glacialis, Acomastylis rossii, Oxytropis borealis* и др.

Большой ущерб урожаю семян наносит пищуха (Ochotona alpina), период заготовки кормов которой, совпадает с последними фазами плодоношения многих видов. Заготавливая корм, она чаще всего выбирает плодоносящие побеги. Запасы пищухи (отдельные «стожки» весят до 1 кг) состоят из верхушек побегов *Rhododendron kamtschaticum*, *Phyllodoce coerulea* и других видов с развившимися уже плодами.



Рис. 3. Разгар цветения кассиопеи (*Cassiope tetragona*) на южных склонах гор.

Большой вред наносит также суслик (Citellus undulatus), объедая в массовых количествах начинающие созревать плоды *Empetrum hermaphroditum*, *Coelopleurum gmelinii*, *Phyllodoce coerulea* и особенно всех местных бобовых.

Наконец, существенный ущерб причиняет личинка дриадовой пяденицы (Cidaria caesiata), выедающая генеративные органы растений рода *Dryas*. Интересно отметить, что она совершенно не трогает лепестков и других частей околоцветника. После этого «цветение» продолжается, а лепестки опадают на 2—3 дня позже, чем у нормальных цветков.

Все эти факторы обусловливают уменьшение количества генеративных диаспор цветковых, а иногда вызывают и полное их уничтожение.

Наблюдения за сезонными изменениями в жизни отдельных растений и сообществ данной местности, а также за обилием плодоношения позволяют сделать некоторые общие замечания.

Прежде всего, наиболее распространенные виды-эдификаторы обладают наибольшим постоянством и обилием плодоношения (*Empetrum hermaphroditum*, многие *Cyperaceae*).

Редкие виды, главным образом бореального происхождения, не только занимают своеобразные местообитания (возле сусликовин, в защищенных дренированных и обогреваемых солнцем местах), но и характеризуются редким, спорадическим плодообразованием (*Chamaepericlymenum suecicum*, *Polygonum tripterocarpum* и др.), некоторые же виды, достигая фазы цветения, плодов не дают (*Chamaenerium angustifolium*, *Galium boreale*) или же последние не успевают дозревать (*Veratrum oxysepalum*).

ТАБЛИЦА 2

Семенная продуктивность некоторых растений юго-восточной Чукотки

Вид	Количество особей на 1 кв. м	Дата зацветания	Количество цветков на 1 кв. м	Время созревания плодов	Количество цветков, завязавших плоды	Процент плодоцветения	Количество семян с 1 кв. м	Общий вес семян с 1 кв. м (в г)	Вес одного семени (в г)	Условия произрастания
Loiseleuria procumbens	2	24 VI	1049	15 IX	347	33.1	12130	0.2038	0.0000168	Лишайниково-кустарничковое пятнистое сообщество на склоне террасы реки.
Anemone sibirica	121	25 VI	258	15 VIII	258	100.0	2641	4.7781	0.00181	
Phyllodoce coerulea	1	12 VII	442	29 VIII	337	76.2	60977	0.5305	0.0000087	Открытое сообщество на склоне террасы реки.
Ranunculus lapponicus	78	29 VI	100	28 VIII	100	100.0	1499	3.0823	0.002055	Сфагново-осоковое сообщество на террасе реки.
Coelopleurum gmelinii	25	30 VI	18235	4 IX	18167	99.5	36334	130.803	0.0036	Зарастающий аллювий в пойме реки.
Primula arctica	100	24 VII	759	4 IX	613	80.7	46913	9.3307	0.000199	
Chrysanthemum arcticum	50	16 VII	50 *	6 IX	50	100.0	3967	1.190	0.0003	
Lloydia serotina	100	16 VI	100	28 VIII	2	2.0	7	—	—	
Acomastylis rossii	—	30 VI	500	16 VIII	405	81.0	5725	6.240	0.00109	Разнотравно-кустарничковое сообщество на склоне горы (50 м над ур. м.).

* Количество корзинок.

Наибольший урожай плодов у многих видов наблюдается в условиях ослабленной конкуренции — на зарастающих галечниках в поймах рек, на приморских песчано-галечных наносах в их устьях, приливальных обнажениях и др. Данный факт, отраженный в исследованиях для лесной зоны (Perttula, 1941), еще не говорит о прямой зависимости между семенной продуктивностью и обилием вида. Такой зависимости в действительности и не может быть (Работнов, 1950). Но в указанных условиях эти величины, возможно, близки. На зарастающих аллювиях в поймах рек такие виды, как *Primula arctica*, *Minuartia macrocarpa*, *Carex marina* и другие, обладают обильным плодоношением и отличаются энергичным семенным возобновлением. А у *Aconitum delphinifolium*, распространенного и в сомкнутых тундровых фитоценозах, плодоношение наблюдается лишь у особей, произрастающих на галечниках в поймах рек.

Более конкретные данные о семенной продуктивности некоторых видов приведены в табл. 2. Такие виды-эдификаторы, как *Loiseleuria procumbens* и *Phyllodoce coerulea*, приносят значительное количество семян даже в сравнении с иными видами растений лесной зоны (Eklund, 1929) и луговых ценозов (Работнов, 1950). Сравнительно большое количество семян дают и другие виды, приведенные в этой таблице. Ничтожно мала семенная продуктивность у *Lloydia serotina*, что, возможно, связано с преимущественно вегетативным размножением этого растения, а также с отсутствием соответствующих опылителей: в период цветения у *L. serotina* происходит выделение нектара, но посещение насекомыми не наблюдалось.

Что касается процента плодоцветения (Работнов, 1950), то у *Phyllodoce coerulea* он значителен — 76.2%; у *Loiseleuria procumbens* же достигает только 33.1%. Это объясняется гораздо более активным посещением опылителями (шмелями) первого вида.

Ranunculus lapponicus и *Anemone sibirica* (а также многие другие *Ranunculaceae*, чаще из родов *Ranunculus* и *Anemone*) редко бывают бесплодными. Чтобы подчеркнуть, как незначителен процент плодоцветения некоторых видов, приведем такой пример. На одном экземпляре *Cassiope tetragona* (южные склоны) количество цветков было 1274, а завязалось лишь 42 плода. Таким образом, плодоцветение достигло лишь 3.3%. Можно сказать, что у этого вида оно бывает постоянно низким. То же отмечает и О. А. Хёг.

Следует указать на чрезвычайную легкость семян некоторых видов, отмеченную уже ранее (Porsild, 1920). Так, средний вес одного семени *Phyllodoce coerulea* составляет 0.0000087 г, а *Loiseleurea procumbens* — 0.0000168 г. Это, с одной стороны, говорит о преимущественном распространении их ветром (Тихомиров, 1951б; Porsild, 1951), с другой же — характеризует значительную экономию пластических веществ, связанную с продукцией большого количества семян.

Для иллюстрации сказанного приведем данные анализа флоры юго-востока Чукотки в отношении способов распространения плодов и семян (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Группы растений по способу распространения плодов и семян

Наименование группы	Количество видов	% к общему количеству видов
Гидрохоры	30	10.0
Анемохоры	251	83.5
Зоохоры	9	3.0
Автохоры	6	2.0
Вивипарные формы	5	1.5
Всего	301	100.0

Следует отметить, что при известных условиях генеративные зачатки первой группы (гидрохоров) могут распространяться ветром, и, наоборот, плоды и семена представителей второй группы (анемохоров) часто распространяются водой. К группе зоохоров отнесены виды, плоды которых несут явные приспособления к распространению животными (придатки в виде крючков, сочные околоплодники). Но нередки случаи распространения животными (суслик) зачатков видов, относящихся к другим группам: «луковичек» *Polygonum viviparum*, семян *Luzula wahlenbergii* и др. (по данным анализа защечных мешков животных).

Приведенные данные показывают, что более чем у $^4/_5$ видов высших растений (папоротникообразных и цветковых) исследованного района генеративные зачатки рас-

пространяются с помощью ветра. В этом несомненно сказывается их эволюционное развитие.

Полученные нами данные позволяют сделать следующие выводы.

1. По продолжительности периода плодоношения среди растений юго-восточной Чукотки выделяются несколько групп: очень долгоспелые (50—75 дней), долгоспелые (40—50 дней), среднеспелые (30—40 дней) и скороспелые (менее 30 дней).

2. При известной степени сформированности семян у растений первой и второй групп (очень долгоспелых и долгоспелых) осенние похолодания и заморозки вызывают ускорение их созревания. Это явление стоит в прямой связи со способностью растений Арктики дозревать под снегом.

3. Продолжительность периода плодоношения изученных растений колеблется в зависимости от времени начала вегетации (что определяется не только биологическими свойствами вида, но и в значительной мере глубиной снежного покрова и экспозицией склона). Наиболее оптимальными условиями являются те, при которых период плодоношения приходится на вторую половину июня и июль. Более ранние и более поздние сроки его начала приводят к затяжке плодоношения.

4. Большинство видов юго-восточной Чукотки приносит зрелые плоды до наступления зимы. Наиболее обильно и устойчиво плодоношение представителей семейств *Empetraceae*, *Cyperaceae* и др. Очень мало приносят плодов редко распространенные виды семейств *Cornaceae*, *Violaceae* и некоторые другие. Часть видов совершенно не плодоносит (*Chamaenerium angustifolium*, *Rubus arcticus*, *Elymus mollis*, *Galium boreale*), а другие совсем не цветут (*Comarum palustre*).

5. Семенная продуктивность резко колеблется у разных видов, что объясняется их биологическими особенностями, а также влиянием ряда экологических и биотических факторов. При весьма обильном цветении процент завязывающихся плодов, в большинстве случаев, незначителен.

Литература

Бейдеман И. Н. (1954). Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. — Миддендорф А. Ф. (1860—1867). Путешествие на Север и Восток Сибири, ч. I—IV. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 6. — Сочава В. Б. (1944). О происхождении флоры северных полярных стран. Природа, 4. — Тихомиров Б. А. (1950). К биологии растений Крайнего Севера. Бюлл. МОИП, Отд. биолог., 55(4). — Тихомиров Б. А. (1951а). О соотношении высоты стебля у растений Крайнего Севера во время цветения и плодоношения. Природа, 5. — Тихомиров Б. А. (1951б). О роли ветра в распространении растений на Крайнем Севере. Природа, 8. — Тихомиров Б. А. (1956). Некоторые особенности снежного покрова тундры и его влияние на существование растительности. В кн.: Снег и талые воды. — Тихомиров Б. А. (1957). К характеристике флоры и растительности термальных источников Чукотки. Бот. журн., 9. — Billings W. D. a. L. C. Bliss. (1959). An alpine snowbank environment and its effects on vegetation, plant development, and productivity. Ecology, 40, 3. — Eklund O. (1929). Die quantitative Diasporenproduktion einiger Angyospermen. Mem. Soc. p. Fauna e. Flora Fenn., 5. — Ekstam O. (1897). Blütenbiologische Beobachtungen auf Novaja Semlja. Aftr. a. Troms ø Mus. Arsh., 18. — Høeg O. A. (1932). Blütenbiologische Beobachtungen aus Spitzbergen. Medd. on Grønl., 16. — Kihlman A. O. (1890). Pflanzenbiologischen Studien aus Russisch Lappland. Acta Soc. p. Fauna e. Flora Fenn. VI, 3. — Kjellman F. R. (1885). Aus dem Leben der Polarpflanzen. Stud. u. Forsch. von Nordenskiöld, Leipzig. — Lippmaa Th. (1929). Pflanzenökologische Untersuchungen aus Norvegisch- und Finnisch-Lappland unter besonderer Berücksichtigung der Lichtfrage. Act. Inst. et Hort. Bot. Univ. Tartuensis. — Perttula U. (1941). Untersuchungen über die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen in der Wald-, Hein-, Wiesen und Heinfelsenvegetation. Ann. Acad. Sci. Fenn., ser. A, LVIII, 1. — Porsild A. E. (1920). Sur le poides et les dimension des grenes arctiques. Rev. Gen. de Bot., 32. — Porsild A. E. (1951). Plant life in the Arctic. (How plants survive in the Far North). Plant e. Gard., N S, 7, 4. — Sörensen Th. (1941). Temperature relations and phenology of the northeast Greenland flowering plants. Medd. om Grønl., 125. — Söyrinki N. (1939). Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo — Lapplands. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn., 14, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 IV 1960).

Е. Л. Любарский

К ИЗУЧЕНИЮ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ВИДОВ РОДА *CACALIA L.* В ЮЖНОМ ПРИМОРЬЕ

С 2 рисунками

Летом 1952 г., работая в составе экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, изучавшей травянистые дубильные растения Дальнего Востока, автор публикуемого сообщения исследовал биолого-экологические особенности видов рода *Cacalia* L. (сем. *Compositae*). Интерес к этому роду был вызван появившимися (Денисова, 1950) сведениями, пока, однако, не подтвержденными, о таннидоносности и лекарственном значении какалии копьевидной.

В Южном Приморье встречаются четыре вида какалии: копьевидная (*C. hastata* L.), фарфаролистная (*C. farfaraefolia* Sieb. et Z.), ушастая (*C. auriculata* D. C.) и аконитолистная (*C. aconitifolia* Bunge). Краткие морфологические описания этих видов содержатся, например, в работах В. Л. Комарова (1907, 1932). В дополнение к ним приводим результаты наших наблюдений.

Какалия Копьевидная — крупное травянистое растение, надземная часть которого представлена одним прямостоячим побегом, достигающим 1.5—2 м высоты (на Сахалине, а иногда и в Приморье — до 3 м). Толщина стебля — до 1.5—2 см. Крупные ширококопьевидные остроконечные листья располагаются на стебле в три ряда. Со второй половины июля какалия копьевидная развивает крупную сложную метелку (соцветие), достигающую 50—70 см (реже 150 см) длины. В это время растение обильно посещается пчелами и другими насекомыми-опылителями. В сентябре созревают плоды — семянки с хохолком.

Наклонная подземная часть стебля (15—20 см длиной, 1—3 см в диаметре) расположена в почве на глубине 5—10 см (рис. 1). На ней (в месте ее коленообразного изгиба и перехода в ортотропную часть стебля) с нижней стороны в течение вегетационного периода формируется почка-клубень возобновления, сидящая на коротком тонком столоне. Почка эта достигает 2—3 см толщины и 5—6 см длины (у наиболее крупных растений), имеет овальнояйцевидную форму, несколько заострена к переднему концу, направлена вертикально вниз и напоминает по внешнему облику гидру: ее вершина с конусом нарастания окружена плотным кольцом уходящих вниз неветвящихся тонкошнуровидных корней, похожих на щупальцы. Зимой гибнут все части растения, кроме почки-клубня, снабженной собственной, хорошо развитой корневой системой и запасом питательных веществ. В следующий вегетационный период с ранней весны почка, изменив свою геотропическую реакцию, быстро растет наклонно вверх и ближе к поверхности почвы изгибается, развивая вертикальный надземный побег, подобный прошлогоднему.

Иногда на заднем конце подземной части стебля развивается второй побег, выходящий на поверхность. Такие побеги (один-два) чаще образуются у растений с поврежденным главным побегом, более характерны для местообитаний с повышенной влажностью почвы и имеют значительно меньшие размеры. Каждый такой побег образует в своем основании и новую зимующую почку.

Корневая система развитого растения складывается из пучка длинных тонкошнуровидных корней на заднем конце подземной части стебля (прошлогодние почковые корни), пучка молодых почковых корней нынешнего года и пояска из мелких разветвленных корней, развивающихся на побеге несколько ниже места выхода его на дневную поверхность.

Всходы из семян встречаются очень редко. Семена, видимо, могут прорастать и давать жизнеспособные растения (расположенные группами) лишь на открытых участках, незанятых растительностью. С каждым годом растение становится все крупнее, начиная, наконец, ежегодно развивать генеративные органы. В дальнейшем какалия копьевидная удерживает за собой занятую территорию благодаря ежегодному вегетативному возобновлению и частично вегетативному размножению.

Какалия копьевидная — вид широко распространенный. Ареал ее охватывает значительные пространства Азии (Западная и Восточная Сибирь, советский Дальний Восток, включая Камчатку, Сахалин, Командорские и Курильские острова, остров Хоккайдо, северная Монголия, северный Китай) и северо-восток Европейской части СССР.

В Южном Приморье она встречается как в лесных, так и в травянистых сообществах. Кедрово-широколиственные леса речных долин и пологих склонов, уремные леса (ольхово-чозениевые и др.), окраинные зоны осоково-разнотравных и разнотравно-папоротниковых сырых лугов, прибрежные травостои ключей и озер, обычно заросшие редким кустарником из *Ulmus propinqua* Koidz. и других видов, заросли *Filipendula palmata* Max., *Onoclea sensibilis* L., *Artemisia vulgaris* L. и т. д. на старых приречных залежах, — наиболее характерные сообщества с ее участием.

В лесах какалия копьевидная тяготеет к их более осветленным и дренируемым участкам, произрастая там редкими группами, а в травянистых и редкокустарниково-травянистых сообществах — довольно крупными и густыми пятнами.

Сильного затенения она не выносит; уже при сомкнутости крон древесного яруса, равной 0.7 и выше, это растение развивает небольшую надземную массу и не образует генеративных органов. На совершенно открытых местах она, наоборот, быстрее проходит годичный цикл своего развития и плодоносит, однако не превышает 1.2—1.5 м, развивает мелкие желтоватые листья и имеет вообще довольно невзрачный вид. «Окна» в лесу и кустарниковые заросли по окраинам лугов наиболее благоприятны для роста и развития какалии копьевидной: здесь при легком затенении и повышенной влажности воздуха она достигает иногда более 2.5 м высоты, развивает большое количество (до 25) крупных темно-зеленых листьев (до 40 см в размахе) и мощную метелку соцветия.

Какалия копьевидная — типичный мезофит, образует большую и сочную надземную массу. Ее органы содержат сравнительно мало механических тканей, листья в жаркие дни временно теряют тургор.

Этот вид любит богатые серые лесные почвы долин и пологих склонов и особенно делювиально-аллювиальные наносные почвы лесных логов и речных долин, которые находятся и в условиях достаточно высокого увлажнения и хорошего дренажа. На повышение уровня стояния грунтовых вод какалия копьевидная реагирует положительно, до определенных, однако, пределов. Заболачивания не переносит. Произрастание на лугах и залежах крупными (до 4 м в диаметре) пятнами с густым стоянием растений (и взаимным боковым затенением), видимо, обеспечивает ей более полное использование условий местообитания и возможность успешнее конкурировать с растениями других видов, обычно редкими и угнетенными внутри пятна какалии. Внутри такого пятна можно встретить побеги какалии различной величины и различного жизненного состояния.

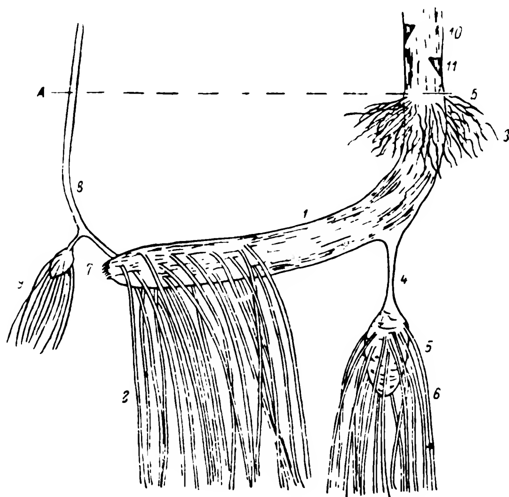


Рис. 1. Подземные органы *Cacalia hastata* L. (схема).

1 — подземная часть стебля; 2 — пучок тонкошнуровидных корней в основании стебля; 3 — поясок из мелких разветвленных корней; 4 — столон; 5 — почка-клубень; 6 — пучок почковых корней; 7 — место отгнивания столона; 8 — дополнительный надземный побег; 9 — его почка-клубень вовобновления; 10 — надземная часть основного стебля; 11 — листовой рубец. *АБ* — уровень почвы.

Этот вид повреждается насекомыми галлообразователями, листоедами и листовертами, а также ржавчинными грибами.

Какалия Фарфаролистная во всех отношениях очень напоминает копьевидную и отличается лишь несколько меньшим ростом (до 1.2—1.5 м) и окрыленными листовыми черешками со стеблеобъемлющими ушками. Слегка зигзагообразно изогнутый в узлах стебель несет на себе 10—12 очередных копьевидно-дельтовидных листьев и метелку соцветия. Строение подземных органов такое же, как и у какалии копьевидной. Цветет и плодоносит какалия фарфаролистная также одновременно с копьевидной, запаздывая иногда лишь на одну-две недели.

Этот вид встречается только в Японии, Северной Корее, с.-в. Китае и на крайнем юге советского Дальнего Востока.

В Южном Приморье ее местообитания — все типы склоновых хвойно-широколиственных лесов и темнохвойных высокогорных лесов (папоротниково-моховые, ехинопанаксово-плауновые, бадановые, разнотравные и другие еловые и смешанные леса) на высоте от 600 до 1000 и даже 1200 м над ур. м. Так как горный хребет Сихотэ-Алинь представляет собой прерывистую цепь высот ниже и выше 600 м над ур. м., причем высоты более 600 м нередко значительно удалены друг от друга, то ареал какалии фарфаролистной оказывается здесь, естественно, разорванным на крупные «острова» (горы Хуалаза, Пидан, Чантинза, Макаровский хребет и др.). По узким горным долинкам, каналам стока с гор холодного воздуха, она вместе с другой высокогорной растительностью языками спускается иногда до 450—400 м над ур. м.

Какалия фарфаролистная, как и копьевидная, не выносит сильного затенения, тяготея к разреженным участкам леса и «окнам», где также произрастает крупными группами; нижняя граница ее распространения совпадает с нижней границей зоны устойчивых туманов, которые создают обстановку повышенной влажности воздуха

во всех ее местообитаниях. К иссушению воздуха она еще более чувствительна, чем какалия копьевидная (листья теряют тургор).

Богатые бурые лесные и переходные от бурых к серым лесным почвы со значительным слоем лесной подстилки, особенно в местах более увлажненных (ложбинки и распадки на склонах), наиболее благоприятны для роста и развития какалии фарфаролистной.

Какалия Ушастая — более мелких размеров растение (0.5—1.5 м высотой). Вид имеет почковидные или дельтовидные остроконечные листья со стеблеобъемлющими овальными «ушками» в основаниях черешков. Стебель, толщиной 0.3—0.7 см при основании, прямой или сильно коленчато изогнутый в узлах, обыкновенно с фиолетовым оттенком. Соцветие — небольшая кистевидная или ветвистая метелка до 20 см длиной. Плод — семянка с густым белым хохолком.

Малый (годичный) цикл развития какалии ушастой такой же, как и у какалии копьевидной. Однако на подземном основании стебля образуется не одна зимующая почка-клубень, а несколько, гораздо более мелких, каждая со своей почковой корневой системой. Эти почки (верхушечная и боковые), собранные на вершине очень короткого столона, разъединяясь после отмирания материнского растения, дают на следующий год уже не одно, а несколько новых растений. В дополнение к этому на заднем конце подземного основания стебля иногда образуются (чаще, чем у какалии копьевидной) еще один-два побега, на каждом из которых формируются и свои зимующие почки.

Семенные всходы какалии ушастой встречаются довольно часто, обычно по краям обнаженных обрывистых берегов ключей.

Цветение этого вида обычно наступает на 1—2 недели ранее, чем у какалии копьевидной.

Область распространения какалии ушастой — нижнее течение Амура, бассейны рек Уссури, Амгуни и Буреи, Приморье, Охотское побережье, Камчатка, Курильские острова, Сахалин, Восточная Даурия и Япония.

Какалия ушастая — типичное тенелюбивое лесное растение, встречается в Южном Приморье только в долинных и склоновых хвойно-широколиственных и широколиственных лесах на богатых серых лесных и наносных почвах; она предпочитает участки с достаточным увлажнением почвы и достигает лучшего развития по склоновым логам и берегам ключей. Произрастает какалия ушастая редкими группами.

Какалия Аконитолистная по всем признакам сильно отличается от первых трех видов, имеет более ксероморфный облик и приспособлена к жизни в остепненных сообществах.

Стебель какалии аконитолистной прямой, до 1.5—1.7 м высотой и около 0.8 см в диаметре у основания. Стеблевые короткочерешковые листья развиваются в количестве 2—4, из них нижние 1—2 листа похожи на прикорневые, а верхние ланцетно-линейные, остроконечные.

Прикорневые листья имеют крепкий длинный (30—60 см) вертикальный черешок, окаймленный пояском из мелких разветвленных корней чуть ниже выхода его на дневную поверхность. Горизонтальная округлая листовая пластинка общим диаметром 30—35 см, глубоко (до основания) пальчато рассеченная, с дважды-трижды дихотомически разветвленными линейными или линейно-ланцетными долями, прикрепляется к черешку своей центральной частью.

Цветет какалия аконитолистная в июле и первой половине августа, выбрасывая к этому времени щитковидную метелку соцветия 15—20 см длиной и до 10 см шириной. Цветы обильно посещаются пчелами. Плод — продолговато-линейная бороздчатая семянка с продолговатым белым или слабо окрашенным хохолком.

Подземное основание стебля (рис. 2) расположено горизонтально на глубине 3—7 см; длина его 5—10 см, толщина 1.5—2 см; в его коленообразном изгибе развиваются две горизонтальные, направленные в разные стороны сидячие зимующие почки со своими почковыми корнями и листовыми бугорками. Отсутствие у почек тонких, нежных, столоновидных ножек — одно из приспособлений к условиям существования в остепненных ценозах. После отмирания материнского организма, которое происходит зимой в год выбрасывания генеративного побега, почки разъединяются и начинают самостоятельную жизнь.

Зимующая почка-клубень какалии аконитолистной по отделении от материнского растения не прорастает сразу же после очередного зимнего периода покоя; сначала, на протяжении нескольких лет она выбрасывает по 1—2 прикорневых листа, оставляющие после себя листовые рубцы на теле почки, накапливает запасы питательных веществ и медленно растет в горизонтальном направлении. Поэтому размеры таких почек различны (длина от 0.5—1 см в год образования до 7 см, толщина также от 0.4 до 2 см). Почка располагается в почве на глубине 3—7 см. По прошествии нескольких лет она прорастает в генеративный побег.

Дополнительных побегов от заднего конца подземного основания стебля какалия аконитолистная не образует, чем отличается от других видов рода.

Корневая система организма в период вегетативного существования почки слагается из мелкокорневого пояска в основании черешка прикорневого листа и длинных, тонкошнуровидных почковых корней, уходящих в глубь почвы; в период развития надзем-

ного побега корневая система состоит из корней проросшей в генеративный побег почки, почковых корней молодых, вновь образовавшихся почек и мелкокорневого пояска в основании ортотропной части стебля.

Какалия аконитолистная распространена в районе нижнего и среднего течения Амура, в устьях рек Сунгари и Зеи, в Приморском крае, в северо-восточной Монголии, в северном Китае и Корее.

В Южном Приморье она встречается на южных склонах во вторичных сообществах: в дубняках из *Querqus dentata* Thunb. и *Q. mongolica* Fisch., в травяно-кустарничковых (с *Corylus heterophilla* Fisch. и *Lespedeza bicolor* Turcz.) и травянистых (с *Artemisia sacrorum* Ldb., *Lespedeza juncea* Pers., *Spodiopogon sibiricus* Trin., *Thalictrum chinense* Erein., *Vicia ussariensis* Oett. и др.) сообществах, образовавшихся в большинстве случаев на старых корейских залежах. Со склонов вместе с остальными сопутствующими ей растениями какалия аконитолистная спускается иногда и на возвышенные, незатопляемые участки речных долин. В травостое она распределена обычно равномерно, группируясь, тем не менее, небольшими куртинками.

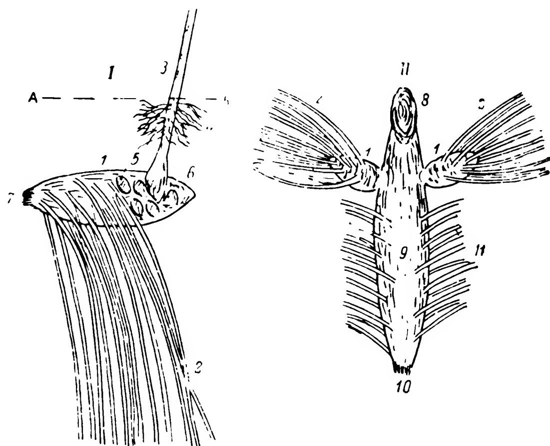


Рис. 2. Подземные органы *Cacalia aconitifolia* Bunge (схема).

I — многолетняя зимующая почка-клубень; *II* — подземная плагиотропная часть стебля (вид сверху). *1* — почка-клубень; *2* — пучок почковых корней; *3* — черешок прикорневого листа; *4* — поясок из мелких разветвленных корней; *5* — листовые рубцы; *6* — листовой бугорок; *7* — место разъединения почки с материнским растением; *8* — место перехода плагиотропной части стебля в ортотропную (надземный стебель срезан); *9* — подземная часть стебля; *10* — задний конец подземной части стебля; *11* — тонкошнуровидные корни в основании стебля. *АБ* — уровень почвы.

К влажности воздуха и почвы какалия аконитолистная не требовательна и чувствует себя неплохо на сравнительно сухих, хорошо прогреваемых почвах южных склонов (в том числе и известняковых); особенно хорошо она развивается на рыхлых темных почвах старых корейских залежей, заросших разнотравьем и леспедецией двуцветной. Какалия аконитолистная — растение тепло- и светолюбивое. Ее куртинки обыкновенно располагаются на открытых местах между кустами леспедецы и лещины. В густом кустарнике (особенно с сильно затеняющей лещиной) она подавляется и исчезает. Однако легкое затенение в редких дубняках (сомкнутость крон 0.1—0.4), несколько задерживая развитие, повышает продукцию вегетативных частей растения. В очень жаркие дни доли листьев повисают и таким образом избегают перегрева, так как лучи солнца в этом случае почти скользят по ним.

Для местообитаний какалии аконитолистной характерны частые лесные пожары. Сами растительные сообщества южных склонов образовались и существуют в результате повторяющихся пожаров. После осенних или весенних пожаров (наличие которых нетрудно установить по обгоревшим и засохшим кустам леспедецы с молодой однолетней порослью) какалия не развивает летом генеративных надземных побегов. В это время на поверхности почвы можно встретить большое количество одних лишь прикорневых листьев ее, и при обилии cop.$_3$ — ни одного цветоносного стебля. Видимо, пожары, сильно повышая температуру верхних слоев почвы и приземного воздуха, вынуждают почки-клубни какалии аконитолистной интенсивнее расходовать накопленные питательные вещества, и затем растение вновь пополняет их запасы в течение 1—2 лет, прежде чем окажется способным развить генеративный побег.

Как видим, какалия аконитолистная достаточно хорошо приспособлена к существованию в ее своеобразных местообитаниях.

В заключение сделаем несколько общих замечаний, касающихся всех четырех видов какалии. Для всех них характерна способность формировать к осени специализированные зимующие почки-клубни с развитой корневой системой. Какалия аконитолистная — вегетативный малолетник, остальные три вида — вегетативные однолетники (по терминологии Высоцкого, 1915). Вегетативное размножение характерно главным образом для какалии аконитолистной и какалии ушастой, у двух других видов чаще имеет место лишь вегетативное возобновление.

Вегетативная малолетность видов какалии и способность возобновляться с помощью зимующих почек-клубней в известной нам литературе не отмечаются. Во

«Флоре Маньчжурии» В. Л. Комарова (1907) и во «Флоре Западной Сибири» (1949) подземная часть стебля какалии называется корневищем, что совершенно неверно с точки зрения современной морфологической терминологии (см., например, Серебряков, 1952 : 296).

Какалии копьевидная и фарфаролистная чаще произрастают более или менее густыми пятнами; внутри пятна встречаются редкие растения других видов или последние совершенно отсутствуют. Пятнистость в распределении других видов какалии также имеет место, но менее выражена.

Все четыре вида какалии предпочитают достаточно рыхлые и богатые почвы. По отношению к свету, теплу, влажности воздуха и почвы все четыре вида можно, исходя из наших наблюдений, расположить в следующие, возрастающие по напряженности экологического фактора ряды:

свет: какалия ушастая—фарфаролистная—копьевидная—аконитолистная;

тепло: какалия фарфаролистная—ушастая—копьевидная—аконитолистная;

влажность воздуха: какалия аконитолистная—копьевидная—ушастая—фарфаролистная;

влажность почвы: какалия аконитолистная—копьевидная—фарфаролистная—ушастая.

Род *Cacalia* L., помимо изучавшихся нами четырех видов, содержит еще три вида. Из них *C. suaveolens* L., встречающаяся на Аляске, очень близка к *C. hastata* L., а эндемик Японии *C. palmata* — ближе к *C. aconitifolia* Bunge. Произрастающая в Маньчжурии *C. firma* Kom. — лесное растение с крупными прикорневыми листьями (с широкой, до 1 м, округлой нерассеченной пластинкой).

Центр возникновения и дифференциации рода *Cacalia* L. лежит, видимо, где-то в верховьях южных притоков Амура и генетически связан с маньчжурской флорой. Какалию копьевидную можно считать наиболее прогрессирующим видом. Более широкий экологический диапазон, способность произрастать тесными группами и в более осветленных и распространенных вторичных сообществах, развитие одной мощной зимующей почки вместо нескольких мелких — все это, вероятно, создало ей, по сравнению с другими видами какалии, большие преимущества при ежегодном вегетативном возобновлении и развитии; это обеспечило ее выживание в условиях разнообразных взаимоотношений с другими видами и расширение ее ареала, охватившего значительные пространства лесной Евразии.

Литература

Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня. Тр. Бюро по прикл. бот., 8, 10—11. — Денисова Е. К. (1950). Фармакогностическое изучение какалии копьевидной (*Cacalia hastata* L.) как народного ранозаживляющего средства. Автореф. диссерт. Лен. гос. фарм. инст. — Комаров В. Л. (1907). Флора Маньчжурии, 3. — Комаров В. Л., Е. Н. Клобукова-Алисова. (1932). Определитель растений Дальневосточного края, 2. — Ливеровский Ю. А., Б. П. Колесников. (1949). Природа южной половины советского Дальнего Востока. — Маевский П. Ф. (1954). Флора средней полосы европейской части СССР. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Флора Западной Сибири, 11 (1949). Изд. Томск. гос. унив. и Томск. общ. испыт. прир.

Казанский государственный университет.

(Получено 25 XII 1959).

П. Л. Львов

КРАТКИЙ ОЧЕРК ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДЕЛЬТЫ РЕКИ САМУР ДАГЕСТАНСКОЙ АССР

Самурские лиановые леса представляют собой своеобразный и интересный уголок природы Дагестана. Они тяготеют к лесам Закавказья и в то же время отличаются как от них, так и от низового леса северного Дагестана, например в окрестностях Хасавюрта.

Изучение лесной растительности низменного Дагестана имеет важное значение для лучшего использования лесов, расширения их площади, реконструкции и сохранения. В условиях засушливого Дагестана сохранение лесов и увеличение занимаемой ими территории имеет важное значение для развития садоводства и виноградарства, улучшения сенокосов и пастбищ, повышения урожайности полей. Как показывают

опыты на р. Самур, в южном Дагестане оказывается перспективным постепенное изменение некоторых сообществ путем посадки различных пород, имеющих техническое значение, плодовых и декоративных (в том числе субтропических). Последнее обстоятельство приобретает сейчас исключительно большое значение, так как Дагестан в текущем семилетии должен довести площадь под садами и виноградниками до 200 000 га.

Дельта рек Самур и Гюльгерычая (Гюргенчая) находится на Прикаспийской низменности и занимает, по данным В. В. Акимцева, Н. А. Коновалова и К. И. Сидоренко (1941), около 800 км². Указанная территория представляет собой изрезанную равнину, сложенную молодыми речными наносами, с постепенным падением к морю. Речные наносы состоят из галечника с примесью глинистого песка и ила. Толщина наносов достигает местами 10 и более метров. В отдельные годы, во время многоводных паводков, воды Самура размывают берега, выходят из русел, заливают пойму и отдельные участки дельты. Кроме того, подрусловые воды выходят местами на поверхность в виде ключей. Здесь они соединяются в ручьи и небольшие речки. Такой водный режим обеспечивает увлажнение почвы, хотя атмосферных осадков выпадает мало (до 350 мм).

Климат в районе Самура характеризуется засушливостью, обилием тепла и света. В этом отношении дельта Самура и Гюльгерычая составляет одну зону с Хачмасским районом Азербайджана, характеризуемым И. В. Фигуровским (1926) как «умеренно-теплая полусухая приморская зона».

Одним из первых исследователей почв дельты р. Самур был В. В. Докучаев (1900). Он писал: «бьющее в глаза богатство местной лесной растительности обусловливается не только атмосферной влагой, но близостью грунтовых вод, горизонт которых здесь не глубже сажени, а часто и ближе к поверхности, залегая в слое окатанной гальки, слегка покрытой синеватосерой глиной». . . «Что касается почв рассматриваемого нами лесного побережья, то они носят на себе в общем лесной характер, причем под слоем лесного войлока, в 2—3 вершка толщиной, обыкновенно следует светло-серый горизонт (до 1.5 фут. толщиной), постепенно переходящий в упомянутую выше синевато-темную глину».

Леса дельты р. Самур, примыкающие к Хачмасскому лесному массиву Азербайджана, могут быть отнесены к низовым; они приближаются к смешанным широколиственным лесам нижней полосы вертикальной зональности. В то же время для прирусловых террас и галечниковых наносов р. Самур характерны приречные леса, приобретающие черты тугая. Таким образом, низовые и прибрежные или тугайные леса в условиях дельты Самура тесно между собой переплетаются.

Для тугайных лесов Северного Кавказа, по А. А. Гроссгейму (1948), характерен *Quercus pedunculata* Ehrh., а для тугаев Закавказья — *Q. longipes* Stev. Основу всех низовых лесов Закавказья, в том числе и Хачмасских, составляет *Q. longipes*. Следовательно, можно было ожидать, что и в районе Самура дубовые леса представлены этим видом дуба. На самом же деле в них растет *Q. robur* L. и исключительно редко — *Q. pubescens* W.

Возраст деревьев в дельте Самура от 30 до 80 лет. Полнота леса 0.5—0.7. В среднем на один гектар приходится около 500—600 деревьев основных пород (Ильинский, 1941). На долю дуба падает около 50% площади, занятой лесами. На втором месте после него стоит *Carpinus caucasica* Grossh., затем *Alnus barbata* C. A. M. и *Populus hybrida* M. B. Из других лесных пород встречаются: *Ulmus suberosa* Moench, *U. foliacea* Gilib., *Fraxinus excelsior* L., *Populus nigra* L., *Alnus incana* (L.) Moench, *Acer campestre* L., *A. laetum* C. A. M., *Malus orientalis* Ugl., *Pyrus caucasica* An. Fed., *Juglans regia* L. и *Morus alba* L.

В подлеске обычны: *Crataegus kyrtostyla* Fing., *C. pentagyna* W. et K., *Corylus avellana* L., *Mespilus germanica* L., *Svida australis* (C. A. M.) Pojark., *Cornus mas* L., *Prunus divaricata* Ldb., *Ligustrum vulgare* L., *Cydonia oblonga* Mill., и др. Из вечнозеленых кустарников изредка встречается *Pyracantha coccinea* Roem.

Характерно обилие лиан. По опушкам, прогалинам и на вырубках обнаруживаются непроходимые заросли из длинных шиповатых побегов *Smilax excelsa* L., *Rubus sanguineus* Friv. и *R. caesius* L. В глубине тенистого леса стволы дуба или граба густо покрывает *Hedera pastuchowii* G. Wor. с вечнозелеными листьями или по стволам и сучьям высоко взбираются канатовидные стебли *Vitis silvestris* Gmel. и *Periploca graeca* L. К ним присоединяется *Clematis orientalis* L. и *C. vitalba* L. Реже встречаются: *Lonicera caprifolium* L. с крупными и душистыми цветками, *Humulus lupulus* L., *Asparagus verticillatus* L., *Calystegia sepium* (L.) R. Br., а еще реже — *Solanum persicum* W. и *Rubia petiolaris* (S. et L.) G. Wor.

Травяной покров на многих участках леса беден, так как кроны деревьев образуют тенистый свод, через который с трудом проникают лучи света. В таком лесу земля покрыта толстым слоем листьев. В более разреженном лесу и на прогалинах травянистые растения развиты хорошо. Довольно типичным видом является *Euphorbia amygdaloides* L. Для ольховых и тополевых типов леса характерны *Sambucus ebulus* L., *Equisetum majus* Gars., *Carex silvatica* Huds. В тенистом лесу можно видеть оригинальный папоротник ужовник (*Ophioglossum vulgatum* L.), а преимущественно на вырубках — *Pteridium tauricum* (Presl) V. Krecz. Иных видов папоротников в Самурском лесу не

обнаружено, чем он также отличается от других лесов как низменности, так и предгорного Дагестана.

Видимо, специфическими экологическими условиями микрорайонов дельты Самура можно объяснить непомерное развитие, или гигантизм, некоторых травянистых и древесно-кустарниковых растений. Так, в тенистом и влажном лесу с очень рыхлой, темного цвета почвой встречаются особи *Svida australis*, стебли которых достигают 12—13 м длины. Верхушечные побеги таких экземпляров в виде тонких шнуров поникают и иногда соприкасаются с землей. Достигнув земли, некоторые побеги укореняются (Львов, 1957). Можно назвать также *Mespilus germanica*, стволы которой иногда достигают 10 м высоты, *Prunus divaricata*, имеющую вид дерева 15 м высоты и 34 см в диаметре, *Crataegus pentagyna* 20 м высоты и 18 см в диаметре.

Заканчивая общий обзор характерных особенностей лианового леса, укажем в заключение, что для района Самура А. А. Гроссгейм (1948) в качестве редкости приводит лапину (*Pterocaria pterocarpa* Knth.). Нам этого растения здесь видеть не приходилось.

Можно наблюдать определенную зональность в распределении как отдельных видов растений, так и растительных группировок при удалении от берега Большого Самура.

Первая зона обычно образована видами: *Hippophaë rhamnoides* L., *Elaeagnus angustifolia* L., *Tamarix ramosissima* Ldb., *Alnus incana* (на галечниковых и песчаных наносах и на прирусловых террасах).

Вторая зона тянется более или менее широкой полосой по берегу реки. При этом в одних местах этой зоны преобладает *Alnus incana* или *A. barbata*, в других — *Populus nigra* или *Salix australior* Anderss. и т. д. Это, видимо, связано как с почвенно-грунтовыми условиями, так и с хозяйственной деятельностью человека (выпас, рубки).

Рассмотрим различные типы леса второй зоны.

Осокоревый лес с облепихой и кендырем. Лес этого типа чаще всего непосредственно подходит к берегу. Основу его составляет *Populus nigra*. Его стволы 8—10 м высоты, при среднем диаметре 9 см. Местами заметны также стволы *P. hybrida* На втором месте по частоте встречаемости стоит *Huppophaë rhamnoides*, стебли которой достигают 5 м высоты и 5—6 см в диаметре. Подлесок образуют *Svida australis*, *Mespilus germanica*, *Tamarix ramosissima*. Из лиан растут *Rubus caesius* и *Periploca graeca*. На земле много сухих прошлогодних листьев. В травяном покрове находим преимущественно *Apocynum sibiricum*. По берегу растут *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Poterium polygamum* W. et K., *Eupatorium cannabinum* L., *Typha angustifolia* L., *Plantago lanceolata* L., *Potentilla reptans* L., *Hypericum perforatum* L., *Velezia rigida* L.

Ольховый лес с лианами и бузиной травянистой. В ряде мест по берегу реки располагается широкой полосой ольховый лес. При этом можно видеть участки с преобладанием *Alnus incana* или *A. barbata*.

Приведем описание участка с *A. incana*. Средняя высота деревьев 18—20 м при среднем диаметре 16 см. К ольхе серой изредка примешиваются деревья: *A. barbata*, *Salix australior*, *Populus hybrida*, *P. nigra*. Подлесок отсутствует. Лишь кое-где попадаются кустики *Svida australis*, *Mespilus germanica*, *Rosa canina* L. Из лиан обычны *Periploca graeca*, *Rubus caesius*, *Clematis orientalis*. Травянистый ярус состоит из небольшого числа преимущественно мезофильных растений. Наиболее часто встречаются: *Sambucus ebulus*, *Potentilla reptans*, *Poa nemoralis* L., *Carex silvatica*, *Cynoglossum germanicum* Jacq., *Equisetum majus*. В просветах и ближе к берегу распространены *Brunella vulgaris* Moench, *Apocynum sibiricum* L., *Taraxacum officinale* Wgg., *Coronilla varia* L. и др.

Ольховый лес со свидиной и травянистым покровом. Этот тип леса несколько отличается своим видовым составом от предыдущего. Лесообразующей породой является *Alnus barbata*. Ее стволы достигают 20 м высоты и 25 см в диаметре. Кроме ольхи, имеются единичные экземпляры *Salix australior* и *Ulmus suberosa*. В подлеске чаще других встречаются *Svida australis*, более редки *Crataegus kyrtostyla* и *Prunus divaricata*. Некоторые деревья обвиты стеблями *Periploca graeca*, *Vitis silvestris*, *Smilax excelsior*. На земле стелются стебли *Hedera pastuchowii*. В травяном покрове обычны: *Sambucus ebulus*, *Equisetum majus*, *Geum urbanum* L., *Physalis alkekengi* L., *Cynoglossum germanicum*, *Sanicula europaea* L., *Circaea lutetiana* L. и *Carex silvatica*. Участки леса с *Alnus barbata* и *Populus hybrida* встречаются как по берегу Большого Самура, так и по берегам многочисленных ручьев и речек дельты. Так, например, ольховый лес с бузиной травянистой можно наблюдать по берегам речушки, берущей свое начало из родника у средней школы селения Тагиркент-Казмаляр Магарамкентского района. Стволы *Alnus barbata* достигают здесь 25 м высоты и 30 см в диаметре. К ним присоединяются единичные деревья *Juglans regia*, *Ulmus suberosa* и *Pyrus caucasica*. В подросте находится *U. suberosa* и *Quercus robur*. Подлесок отсутствует. Наблюдаются лишь всходы *Svida australis* и *Smilax excelsa*. Травянистый покров развит хорошо, общее покрытие достигает 80—100%. Преобладает *Sambucus ebulus*. Обычен также *Equisetum majus*, реже *Geum urbanum* и *Potentilla reptans*.

Ольхово-тополевый лес с редким травянистым покровом. По мере удаления от берега ручья уменьшается количество особей *Alnus*

barbata и увеличивается число деревьев *Populus hybrida*. К указанным лесообразующим породам примешивается *Juglans regia* и *Ulmus laevis*. В подлеске находим *Svida australis*. *Mespilus germanica*, *Prunus divaricata*. Лианы представлены *Periploca graeca*, *Hedera pastuchowii* и *Rubus caesius*. При этом плющ Пастухова распростерт на земле и лишь изредка поднимается на стволы деревьев. Травянистый покров редкий, так как почва усеяна слоем старых листьев. Среди травянистых растений встречены *Carex silvatica*, *Geum urbanum* и *Cynoglossum germanicum*.

Тополевый лес со свидиной южной. Этот тип леса можно наблюдать в дельте р. Самур как вблизи речек и ручьев, так и вдали от них. Стволы тополя высокие, 33—35 м высоты и 50 см в диаметре. На площадке было отмечено 2 дерева дуба. В хорошо развитом подлеске особенно много свидины южной. Изредка встречаются *Prunus divaricata* и *Mespilus germanica*. Из лиан имеются *Vitis silvestris* и *Humulus lupulus*. Подстилка из слоя сухих листьев. В негустом травяном покрове преобладает *Lithospermum purpureo-coeruleum* L.; были также отмечены *Phragmites communis* Trin., *Inula helenium* L., *Carex silvatica*, *Viola* sp.

Тополевый лес с папоротником-ужовником. Встречаются участки леса с *Populus hybrida* и редким видом папоротника — *Ophioglossum vulgatum*. Доминирующей породой является тополь. Его стволы достигают 30—35 м высоты и 40—50 см в диаметре. К тополю примешиваются *Carpinus caucasica*, *Ulmus laevis*, *Crataegus pentagyna*. В подлеске *Corylus avellana*, *Mespilus germanica*, *Acer campestre*. Среди всходов *Pyrus caucasica*, *Quercus robur* и *Ulmus laevis*. Из внеярусных кустарников назовем *Hedera pastuchowii*, *Vitis silvestris*, *Periploca graeca* и *Rubus caesius*. На земле слой гниющих листьев. Травянистых растений почти нет. Лишь местами виднеются *Platanthera bifolia*, *Ophioglossum vulgatum* и *Carex silvatica*.

Третья зона. За второй зоной следует грабово-дубовые, грабовые или дубовые низовые леса третьей зоны, приуроченные к более сухим возвышенным местам. Разумеется, эта зональность в ряде мест нарушается, в частности, вследствие изрезанности дельты многочисленными ручьями и речками. К лесообразующим породам присоединяются деревья вяза, ясеня, груши, иногда ольхи, разнообразные кустарники. В этих типах леса лианы не образуют непроходимых зарослей. Зато сотни стволов дуба и граба покрыты *Hedera pastuchowii*. Его шнуровидные стебли взбираются на высоту 20 м. Характерны также *Periploca graeca* и *Vitis silvestris*. Канатовидные стебли винограда подымаются до самой вершины дуба. В травяном покрове обычен *Euphorbia amygdaloides*.

Приведем описание нескольких участков лесов этой зоны.

Грабовый лес со смешанным кустарниковым подлеском. Кроме *Carpinus caucasica*, стволы которого достигают 25 м высоты и 20 см в диаметре, изредка встречается *Quercus robur* до 30 м высотой и 30 см в диаметре. Подлесок представлен видами: *Svida australis*, *Acer laetum*, *Corylus avellana* и *Lonicera caprifolium*. На отдельных деревьях видны гирлянды *Hedera pastuchowii* или очень длинные, в виде канатов, стебли *Vitis silvestris*. Среди травянистых растений *Euphorbia amygdaloides*, *Sanicula europaea*, *Asperula odorata* L., *Melica picta* C. Koch, *Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Orchis purpurea* Huds., *Carex silvatica*.

Грабовый лес с молочаем миндалевидным. Основу молочаево-грабового леса составляет *Carpinus caucasica* 25 м высотой и 30 см в диаметре. Местами виднеются деревья *Ulmus laevis*, *Alnus barbata* и *Crataegus pentagyna*. Стволы боярышника достигают 20 м высоты и 19 см в диаметре. Подрост чаще в виде всходов *Quercus robur*, *Carpinus caucasica* и *Juglans regia*. Среди редких кустарников — *Svida australis*, *Mespilus germanica*, *Lonicera caprifolium*. На многих деревьях видны темно-зеленые листья *Hedera pastuchowii*; попадаются длинные колючие стебли *Smilax excelsa*. В травянистом покрове выделяются *Euphorbia amygdaloides*, его покрытие составляет около 35%. На почве много стелющегося плюща, изредка встречается *Carex silvatica* и *Cynoglossum germanica*.

Грабово-дубовый лес. Площадка заложена в районе школы рыболовецкого колхоза имени Ворошилова (вблизи побережья Каспийского моря). Средняя высота деревьев *Quercus robur* достигает 32 м при среднем диаметре 65 см и среднем возрасте 75 лет. Отдельные деревья достигают 35 м высоты при диаметре ствола 82 см. Стволы *Carpinus caucasica* — 20 м высоты и 20 см в диаметре. Во втором ярусе растут деревца *Acer campestre*, *Ulmus laevis*, *Pyrus caucasica*. В подросте дуб черешчатый, граб кавказский, ясень обыкновенный, клен полевой.

Подлесок образован редкими кустарниками *Mespilus germanica*, *Cydonia*, *oblonga*, *Prunus divaricata* и *Lonicera caprifolium*. На земле много стелющихся стеблей *Hedera pastuchowii*. Среди травянистых растений куртинками растет *Carex silvatica* и часто встречается *Euphorbia amygdaloides*. Изредка попадаются: *Geum urbanum*, *Calamintha clinopodium* Benth., *Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Festuca montana* M. B., *Platanthera bifolia* (L.) Rich.

Дубовый лес с воробейником и тростником. Такой тип леса встречается в районе рыбхоза. К стволам дуба примешивается встречающаяся единично яблоня восточная. В подлеске чаще других произрастает *Sviaa australis* и реже *Cydonia oblonga*, *Prunus divaricata*, *Mespilus germanica*, *Crataegus kyrtostyla*.

На земле слой подстилки из опавших листьев. В редком травянистом покрове преобладает *Lithospermum purpureo-coeruleum*, изредка встречается *Phragmites communis*, *Inula helenium*, *Glycyrrhiza glabra* L., *Agrimonia eupatoria* L., *Carex silvatica*.

По мере приближения к морю уклон равнины дельты Самура становится все большим и большим. В одних местах близко к берегу моря подходят грабово-дубовые леса, в других — примерно в одном километре от моря — лес редеет, появляются наносы песка. На таких почвах растут: *Ulmus suberosa*, *Salix australior*, *Elaeagnus angustifolia*, *E. caspica*, *Hippophaë rhamnoides*, *Tamarix ramosissima*, *T. meyeri*. Во многих местах кусты обвиты *Smilax excelsa*, *Periploca graeca*, *Rubus caesius*. Наконец, лес или заросли кустарников кончаются, уступая место пескам побережья Каспийского моря.

Приморские пески. В последние 2—3 десятка лет в связи с понижением уровня Каспийского моря полоса песков между морем и лиановым лесом увеличилась. Эти пески заселялись разнообразными растениями, в связи с этим интересно остановиться на их своеобразной флоре.

На дюнных песках, примыкающих к морю в районе устья р. Кейренчай, из кустарников обычны *Elaeagnus angustifolia* и *Tamarix ramosissima*. Характерны такие псаммофиты, как *Artemisia tschernieviana* Bess., *Convolvulus persicus* L., *Elymus giganteus* Vahl., *Tournefortia sibirica* L., *Melilotus polonicus* (L.) Dsr., *Plantago indica* L., *Agriophyllum arenarium* M. B. и др. Были отмечены также *Senecio vernalis* W. et K., *Zerna tectorum* (L.) Panz., *Phragmites communis*, *Glycyrrhiza glabra*, *Salsola* sp.

На прибрежных песках в районе Берикея, кроме перечисленных растений, нами наблюдались: *Rhamnus pallasii* F. et M., *Astragalus brachylobus* DC., *Secale silvestre* Host, *Syrenia siliculosa* (M. B.) Andrz., *Corispermum caucasicum* (Bge.) Grossh., *Agropyron sibiricum* (Willd.) P. B., *Alhagi pseudoalhagi* (M. B.) Dst., *Dodartia orientalis* L., *Hippomarathrum microcarpum* (M. B.) B. Fedtsch., *Cydonia dactylon* (L.) Pers., *Gypsophila paniculata* L., *Teucrium polium* L., *Ziziphora serpyllaceae* M. B.

Таким образом, прибрежные пески заселяются, и, видимо быстро, характерными псаммофитами. Типичные представители полупустыни резко выделяются на фоне своеобразного лианового леса.

Как уже было сказано, прибрежные леса Самура отличаются от подобных же лесов Закавказья отсутствием *Pterocarya pterocarpa*, а также *Alnus subcordata* C. A. M. и *Ficus hyrcana*. Тугайными дубом и тополями в Самуре являются — *Quercus robur*, *Populus nigra* и *P. hybrida*, а в Закавказье — *Quercus longipes* и *Populus sosnowskyi* Grossh. Низовые леса Самура характеризуются обилием лиан, в том числе *Hedera pastuchowii* — гирканского элемента и вечнозеленым кустарником *Pyracantha coccinea*. Это указывает на определенную связь Самурского леса с закавказскими.

Из специфических травянистых элементов, характерных для Самурских лесов в целом, следует назвать *Euphorbia amygdaloides*, а для отдельных участков их — *Ophioglossum vulgatum* и *Pteridium tauricum*. Обычны также *Asperula odorata*, *Sanicula europaea*, *Geum urbanum*, *Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Carex silvatica*.

В то же время в этом лесу отсутствует целый ряд видов растений, свойственных, например, низовым лесам окрестностей города Хасавюрта, что объясняется различием физико-географических условий. Некоторые данные о различиях видового состава лесов дельты Самура и окрестностей г. Хасавюрта приведены в таблице.

По своим почвенно-климатическим условиям дельта Самура благоприятна для разведения ценных плодовых, технических и декоративных растений, в том числе субтропических. В отдельных участках леса, где были заросли колючих лиан, теперь растут деревья ореха грецкого, абрикоса, айвы, тутовника, хурмы кавказской. Это результат специальных опытов. В других участках леса посажены и хорошо развиваются *Eucommia ulmoides* Oliv. и *Phellodendron amurense* Rupr. В садах и на приусадебных участках растут такие ценные породы, как *Punica granatum* L., *Ficus carica* L., *Castanea sativa* Mill. *Ziziphus jujuba* Mill., *Pistacia vera* L., *Diospyros lotus* L., *Amygdalus communis* L., *Persica vulgaris* M. Таким образом, здесь возможно создание «лесосадов», состоящих из ценных пород. Из наиболее интересных декоративных пород, растущих в Самуре, назовем *Cupressus sempervirens* L., *Platanus orientalis* L., *Koelreuteria paniculata* Laxm., *Sophora japonica* L., *Catalpa bignoides* Valt. и *Aesculus hippocastanum* L.

Более широкое распространение на Самуре и в южном Дагестане в целом должны получить и другие плодовые, технические и декоративные растения. В частности, заслуживают широкого производственного испытания тунг, оливковое дерево, дуб пробковый, лавровишня, бересклет японский, лапина, дзельква, пекан и др. В целях предохранения посадок ореха грецкого и других культурных насаждений от смыва паводковыми водами необходимо укрепить берега Большого и Малого Самура. Для этого необходимы посадки быстрорастущих пород. Следует сохранить и рационально использовать Самурский лес. Было бы целесообразно выделить в этом лесу участок под лесной заповедник и превратить его в памятник природы.

ТАБЛИЦА

Видовой состав лесов дельты р. Самура и окрестностей г. Хасавюрта

Название видов	Дельта Самура	Окрестности Хасавюрта	Название видов	Дельта Самура	Окрестности Хасавюрта
Alnus incana (L.) Moench	+	—	*Euphorbia amygdaloides* L.	+	—
Acer laetum C. A. M.	+	—	*Ophioglossum vulgatum* L.	+	—
Rubus sanguineus Friv.	+	—	*Pteridium tauricum* (Presl) V. Krecz.	+	—
Clematis vitalba L.	+	—	*Iris reticulata* M. B.	+	—
Hedera pastuchowii G. Wor.	+	—	*Convallaria transcaucasica* Utkin	—	+
Smilax excelsa L.	+	—	*Primula macrocalix* Bge.	—	+
Pyracantha coccinea Roem.	+	—	*Allium ursinum* L.	—	+
Sambucus nigra L.	—	+	*Aristolochia clematis* L.	—	+
Sorbus torminalis (L.) Gr.	—	+	*Valeriana officinalis* L.	—	+
Viburnum lantana L.	—	+	*Erysimum aureum* M. B.	—	+
Tilia cordata Mill.	—	+			
Tilia caucasica Rupr.	—	+			

Литература

Акимцев В. В., Н. А. Коновалов, К. И. Сидоренко. (1941). Почвенно-гидрологический очерк дельты Самура и Гюргенчая. Тр. Дагест. с.-х. инст., III. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Добрынин Б. Ф. (1927). Ландшафтные (естественные) районы и растительность Дагестана, 1. — Докучаев В. В. (1900). Предварительный отчет об исследованиях на Кавказе летом 1899 г. Изв. Кавказск. географич. общ., XII, 3. — Ильинский А. А. (1941). Грецкий орех и другие плодовые в лесах дельты реки Самур. Тр. Дагест. с.-х. инст., III. — Львов П. Л. (1957). К биологии свидины южной. Бюлл. Главн. бот. сада, 29. — Фигуровский И. В. (1926). Климатическое районирование Азербайджана.

Дагестанский государственный университет им. В. И. Ленина, Махачкала.

(Получено 16 III 1960).

А. П. Белавская

БОТАНИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ С ВЕРТОЛЕТА И САМОЛЕТА НА РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В последние годы для исследовательских работ наряду с самолетом начинает использоваться и вертолет, выгодно отличающийся от самолета способностью приземляться в любом месте, а главное «повисать» в воздухе на определенной высоте. Из литературы известно, что вертолет широко применяется для геологических исследований в США, Канаде и Англии, где он служит либо для непосредственных наблюдений, либо как транспортное средство в труднодоступных районах (см. Старицкий, 1955).

Еще на Всесоюзном совещании по аэрометодам в 1956 г. А. А. Богомолов отмечал большую перспективность вертолета для изучения растительности в труднодоступных районах.

Учитывая недоступность значительной части прибрежья Рыбинского водохранилища из-за сухостоев, завалов деревьев и коряг, а также плавающих торфяников, мы попытались выяснить возможность применения самолета и особенно вертолета для ботанических наблюдений. Эти наблюдения имели целью определение строения, состава густоты и площади зарослей. Рекогносцировочные полеты над Рыбинским водохранилищем были проведены автором совместно с гидрологом М. А. Фортунатовым 3 и 4 сентября 1957 г.

Первый полет был совершен на вертолете МИ-1 на высоте от 10 до 700 м, второй — на самолете ПО-2 на высоте от 50 до 1000 м.

С вертолета нами была обследована часть южного побережья водохранилища, причем в двух точках (в Югском заливе и устье р. Судки) вертолет «повисал» на высоте 15—20 м. В результате наблюдений было выяснено следующее: 1) с высоты от 20 до 50 м хорошо можно различать видовой состав растительности, в том числе и погруженные растения до глубины 2—3 м, т. е. почти до предела их распространения на Рыбинском водохранилище; 2) особенно удобно определять с вертолета проективное покрытие, так как по сравнению с наземными условиями здесь во много раз расширяется кругозор и, следовательно, повышается объективность оценки обилия; 3) с высоты 100—150 м отчетливо видны общая картина строения растительности (однородность, пятнистость, мозаичность), а также очертания отдельных участков зарослей; глазомерное определение площадей и протяженности зарослей на первых порах довольно трудно, но может быть легко проведено при наличии аэрофотоснимков, сделанных в год обследования.

Прибрежно-водная растительность обследованных нами участков Рыбинского водохранилища отличается значительной пестротой и пятнистостью, что характерно для неустановившихся группировок. Проективное покрытие не превышает 15—20%.

Преобладают пятна *Polygonum amphibium* L., *Potamogeton heterophyllus* Schreb., *Alisma plantago-aquatica* L., а в устье р. Судки еще и *Glyceria fluitans* (L.) R. Br. Выше зоны диффузных пятен воздушно-водных растений идет полоса *Agrostis stolonizans* Bess., хорошо выделяющаяся своей ровной светло-зеленой окраской. Заболоченные устья речек (например, р. Белая Юга) отличаются сероватыми полосами осочников и буровато-зелеными куртинами ежеголовника (*Sparganium ramosum* Huds.). Большая часть Югского залива до сих пор обрамлена сухостоем, за которым тянутся низкие заболоченные берега. Ширина зоны затопления достигает местами 600—700 м.

При полете на самолете ПО-2 М. А. Фортунатов изучал характер берегов водохранилища, очертания торфяных островов, цветность и мутность воды и т. д. В частности, было выяснено, что, вместо изображенного на картах сплошного массива, плавающие торфяники у центрального мыса образуют целый архипелаг из десятков больших и мелких островов. Расхождение карт с действительностью обусловлено как недостатками съемки, так и интенсивными процессами размыва торфяников (Фортунатов, 1958).

Центральный мыс Рыбинского водохранилища до сих пор окружен массивами сухостоя, за которым тянется широкая, почти сплошная полоса *Phragmites communis* Trin. Площадь занятая им оказалась в несколько раз больше, нежели определенная нами в 1956 г. при полевом обследовании, когда из-за недоступности прибрежья мы могли видеть пятна тростника лишь издали.

В устье р. Ухры нам удалось наблюдать интересную картину зарастания прибрежья: от берега реки по направлению к водохранилищу тянулась полоса наносного торфа, за которой шло интенсивное зарастание защищенного мелководья.

Результаты рекогносцировочных полетов над Рыбинским водохранилищем говорят о перспективности использования самолета и особенно вертолета для обследования крупных водоемов и в первую очередь труднодоступных участков прибрежья. Ботанические наблюдения могут быть особенно эффективны при наличии аэрофотоснимков, дешифрирование которых можно в ряде случаев проводить прямо с вертолета.

Литература

Старицкий Ю. Г. (1955). Применение вертолета для геологических исследований (по данным иностранной литературы). Тр. лаборатор. аэрометодов, *IV* — Фортунатов М. А. (1958). Опыт применения самолета и вертолета для изучения Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биолог. водохранилищ, 2.

Институт Биологии водохранилищ
Академии наук СССР,
Борок.

(Получено 2 III 1960).

Б. А. Быков

ИНТЕРЕСНЫЙ ФАКТ СРЕДОВЛИЯНИЯ (АЛЛЕЛОПАТИИ)

с 2 рисунками

В последние годы, особенно после выхода в свет сводной работы Грюммера (Grummer, 1955), большое внимание стали привлекать к себе различные продукты жизнедеятельности растений, способные изменять окружающую среду и оказывать таким путем существенное влияние на другие организмы. Это явление получило название «аллелопатия» (Molisch, 1937) или «средовлияние» (Быков, 1957). Книга Грюммера

вызвала большой интерес (см. Сукачев, 1956) и вскоре после выхода в свет была переведена на русский язык (в 1957 г.). Почти одновременно с ней появилась книга С. И. Чернобривенко (1956), в которой автор сообщил об очень важных экспериментах по изучению средовлияния у сельскохозяйственных растений.

На протяжении ряда лет, а особенно в 1958 г. во время экспедиции в восточную часть Алма-Атинской области, мы неоднократно имели возможность наблюдать одно из замечательных проявлений средовлияния у растений — посредством обильного выделения солевых растворов. Эти наблюдения служат дополнением к известным ранее, но еще недостаточно исследованным фактам выделения солей растениями (например, выделение солей листьями *Tamarix laxa* Willd. и некоторых кермеков — *Limonium gmelini* (Willd.) Ktze. и др.).

В этой статье речь идет о туранге — крупном и весьма солейстойком дереве наших пустынь, образующем в районе исследований (долине р. Или) своеобразные саванно-



Рис. 1. Саванноподобное редколесье *Populus pruinosa* с травяным покровом из тростника и ажрека.

подобные редколесья с травяным покровом из ажрека (*Aeluropus litoralis* [Gouan] Parl.) и солончакового экотипа тростника (*Phragmites communis* Trin.) или из чия (*Lasiagrostis splendens* [Trin.] Kunth). По этому злаковому фону разбросаны деревья туранги и группы кустарников — *Tamarix ramosissima* Ldb., *Nitraria schoeberi* L., *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss., *Haloxylon aphyllum* и др. (рис. 1).

Туранга представлена в этих местах двумя видами — турангой сизолистой (*Populus pruinosa* Schrenk) и разнолистой (*P. diversifolia* Schrenk). Первое дерево имеет сизые толстоватые, почти суккулентные листья, второе — более тонкие. На порослевых побегах деревьев первого вида развиваются овальные опушенные листья, а у деревьев второго — ланцетные гладкие. И те и другие совершенно не похожи по своей форме на обычные листья коротких побегов — почковидные у туранги сизолистой и округло-яйцевидные у разнолистой. Оба вида растут в условиях довольно значительного засоления почвы, при этом сизолистая туранга чаще всего приурочена к местообитаниям с более близкими грунтовыми водами (1.5—3 м).

Ткани листьев этих галомезофильных деревьев имеют довольно большую концентрацию клеточного сока. Так, по нашим определениям, даже в весеннее время (27 мая) клеточный сок листьев у *P. pruinosa* (на ветвях, расположенных на высоте 2.5 м над поверхностью почвы) содержал 10.4—10.6% сухих веществ (на высоте 12 м их было 12.6—12.8%), а у *P. diversifolia* 15.0—15.2%.

Несмотря на несколько меньшую концентрацию клеточного сока сизолистая туранга обладает значительно большей силой «плача», который наблюдается не только весной, но и в течение всего лета (при весьма частых повреждениях ломких ветвей этого дерева). Можно предполагать, чтот этот вид обладает и значительно большей интенсивностью транспирации, чем туранга разнолистая.

Самое интересное заключается в том, что на более или менее свежих спилах крупных ветвей или стволов сизолистой туранги и в местах, где обломаны ее мелкие сучья, очень часто встречаются «подушки» (до 4—5 см толщиной) из выпотов солей.[1] Они рыхлые и влажные, ярко-белые или желтоватые (от наносов пыли). У туранги разнолистой на спилах ветвей и стволов имеется лишь очень тонкая пленка солей.

Почва возле стволов и под широко раскинувшимися толстыми ветвями туранги сизолистой засолена до такой степени, что это сразу же бросается в глаза, — здесь находятся пухлые солончаковые пятна. Причина этого явления совершенно очевидна. Источником засоления является «плач» дерева, при котором с толстых ветвей капает соленый раствор или, чаще, соленосные выделения стекают по стволу дерева.

В подкронных пространствах сизолистой туранги травянистые растения, обычно, почти не селятся, так как даже простой опад этого дерева является до некоторой степени источником поверхностного засоления; на упомянутых же солончаковых пятнах мы вообще не видели даже галофильных растений. Только на краях этих пятен иногда встречались чахлые или погибающие экземпляры *Atriplex* sp.

Исследование золы листьев *P. pruinosa* и *P. diversifolia* дало результаты, приведенные в табл. 1.[2]

ТАБЛИЦА 1

Содержание различных элементов в листьях туранги и выпотах солей на ее ветвях (в % на абсолютно-сухое вещество)

Вид	Листья				Выпоты солей			
	прокаленный остаток	Cl	SO_4	Na + K	прокаленный остаток	Cl	SO_4	Na + K
Populus pruinosa . . .	4.090	0.58	1.69	1.79	88.430	27.51	2.35	46.20
P. diversifolia	5.815	0.36	2.99	2.27	—	—	—	—

Мы видим, что листья *P. pruinosa* содержат в общем меньшее количество Cl и SO_4, а также меньше натрия и калия. При этом у *P. diversifolia* резко преобладает SO_4, а у *P. pruinosa* относительно больше Cl.

В этой же таблице представлены результаты анализа солевых выпотов, собранных на одной из спиленных ветвей сизолистой туранги. В этих выпотах очень много хлористых солей (нужно иметь в виду, что полученные цифры, возможно, несколько преувеличены, так как солевые выпоты были в какой-то, хотя и в очень небольшой мере, загрязнены пылеватыми наносами).

Под кроной одного из деревьев туранги сизолистой были взяты почвенные образцы в поверхностном (0—10 см) горизонте. Образцы были взяты как в зоне фитогенного солончака, так и вне ее (рис. 2). Результаты анализа водной вытяжки этих образцов показаны в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Содержание различных элементов в водной вытяжке почвы из поверхностного горизонта под кроной туранги сизолистой (в % на абсолютно-сухое вещество)

Место взятия пробы	Плотный остаток	Cl	SO_4	Na + Ka
Солончаковое пятно . . .	5.707	2.376	0.741	1.584
Вне пятна	1.158	0.140	—	0.033

Таким образом, весьма сильное засоляющее влияние плача сизолистой туранги на почву очевидно. Кроме сказанного выше, не требуется особых доказательств резко отрицательного влияния этого фактора на растительный покров.

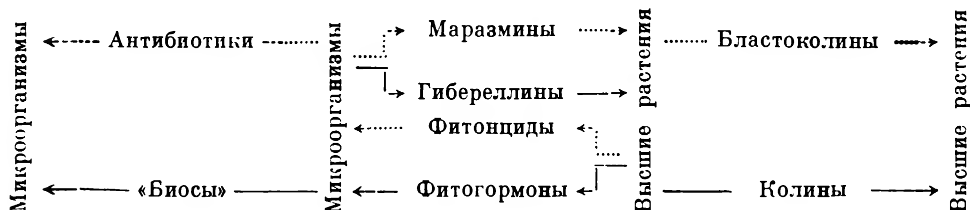
Все продукты жизнедеятельности высших и низших растений Грюммер (Grummer, 1955, 1957) объединяет в несколько групп: 1) а н т и б и о т и к и, которые выделяются

[1] Это явление отмечено было Б. К. Скупченко (1952).
[2] Анализы выполнены лаборантом Е. С. Коноваловой.

микроорганизмами и угнетающе действуют на тех или иных представителей этой же группы организмов; 2) маразмины, выделяемые микроорганизмами, но угнетающие высшие растения; 3) фитонциды, выделяемые высшими растениями и отрицательно действующие на микроорганизмы: 4) колины, которые выделяются высшими растениями и преимущественно подавляют жизнедеятельность высших растений.

В этой классификации нашли свое место вещества, которые (по Грюммеру) действуют преимущественно угнетающе или даже отравляюще. Однако продукты жизнедеятельности как микроорганизмов, так и высших растений могут иметь не только угнетающее, но и стимулирующее действие. Поэтому классификацию активных продуктов жизнедеятельности высших растений и микроорганизмов (которые может быть удобно называть «биолины») следует несколько дополнить, например следующим образом:

Классификация биолинов



Здесь сплошными линиями показаны вещества, действующие стимулирующе, а прерывистыми — подавляюще.

Но и такая классификация не является рациональной, не говоря уже о том, что названия некоторых групп веществ («Биосы», «Фитогормоны») здесь чисто условны и не являются удачными. Неудобство подобной классификации заключается в следующем. Многие выделяемые организмами вещества могут одновременно действовать и на высшие, и на низшие растения. Так, антибиотик патулин оказывает токсическое действие не только на микроорганизмы, но и на высшие растения, являясь, таким образом, и антибиотиком, и маразмином. Выделяемый многими растениями газ этилен у одних растений задерживает, а у других, наоборот, стимулирует прорастание семян, являясь, следовательно, и бластоколином, и колином. Более того, некоторые вещества, например гликозиды наперстянки, в разных дозах оказывают прямо противоположное действие даже на одни и те же растения (Грюммер, 1957); то же самое можно сказать и об антибиотиках. Имеется, кроме того, целый ряд продуктов жизнедеятельности растений, которые не имеют видимого влияния на окружающие их организмы; классификация их также затруднительна. Вопрос еще более осложняется, если мы перейдем к анализу действия какого-либо продукта жизнедеятельности того или иного организма в растительном сообществе, так как именно здесь может наблюдаться и различное влияние одних и тех же веществ на разные виды, и видимое отсутствие их влияния.

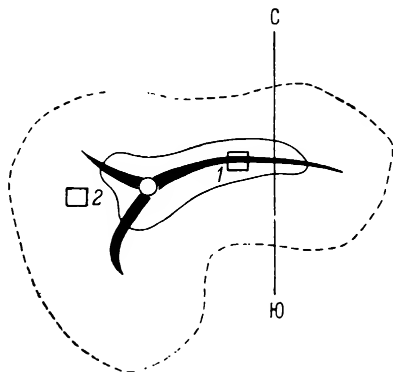


Рис. 2. Проекция главных ветвей и кроны одного из деревьев *Populus pruinosa*.

Сплошной линией показан фитогенный солончак, *прерывистой* — проекция кроны; черное — проекции главных ветвей; *1* и *2* — места взятия почвенных образцов.

Неудобна классификация Грюммера и при рассмотрении таких биолинов, как солевые выделения, подобные описанным выше. Пользуясь его схемой, мы должны отнести их к колинам (точнее, к бластоколинам); однако солевые выделения несомненно влияют также, и вероятнее всего отрицательно, на большинство представителей почвенной микофлоры, а это означает, что их следует считать и фитонцидами. Но это опять-таки неудобно, не говоря уже о том, что последний термин обычно применяется лишь к органическим продуктам жизнедеятельности высших растений, а не к неорганическим, как в данном случае.

Все это приводит нас к выводу, что в дальнейшем следует стремиться к разработке классификации, основанной на способе образования и химической природе продуктов жизнедеятельности растений, выделяемых во внешнюю среду.

В качестве предварительной схемы такая классификация биолинов может быть представлена в следующем виде:

1) *газообразные и парообразные вещества, выделяющиеся из цветков, почек, семян, плодов, корней и корневищ:* углеводороды (например, этилен), эфирные масла (лимонен, гераниол, тимол, камфора, скипидар, горчичные масла и др.) и т. д.;

2) *растворы различных веществ, выделяемые листьями, стеблями и зелеными плодами* (в частности, путем активной гутации): глюкозиды (например, абсинтин, конваллярин, строфантин и пр.), фенолы (например, юглон), лактоны (например, кумарин), алкалоиды (солонидин, гиасциамин и пр.), кислоты (например, щавелевая кислота) и др.;

3) *вещества, выделяемые при «плаче» растений:* сахара, камеди, бальзамы, смолы, каучуки млечных соков, солевые растворы;

4) *растворы веществ, выделяемых из коры деревьев*: танниды и др.;

5) *вещества, выделяемые жизнедеятельной поверхностью корней* в почвенные растворы в зоне ризосфер: органические кислоты, сахара, ферменты и пр.;

6) *вещества побегов и корней, образующих отпад:* дубильные вещества и пр.;

7) *вещества, поступающие в почву (или в водную среду) в результате жизнедеятельности и гибели микроорганизмов.*

При детализации подобной классификации можно учитывать действие биолинов на организмы, различая, в частности, группы токсических веществ, стимулирующих, нейтральных, засоляющих и подкисляющих почву и т. д.

Литература

Быков Б. А. (1957). Геоботаника, 2-е изд. — Грюммер Г. (1957). Взаимное влияние высших растений — аллелопатия. Пер с нем. — Скупченко Б. К. (1952). Семенное размножение туранговых тополей. Автореф. диссерт., Алма-Ата. — Сукачев В. Н. (1956). О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова. Бот журн., 4.— Чернобривенко С. И. (1956). Биологическая роль растительных выделений и межвидовые взаимоотношения в смешанных посевах. — Grummer G. (1955). Die gegenseitige Beein flussung höherer Pflanzen — Allelopathie. — Molisch H. (1937). Der Einflusz einer Pflanze auf die andere — Allelopathie.

Институт ботаники
Академии наук Казахской ССР,
г. Алма-Ата.

(Получено 7 III 1960).

А. А. Гуревич

НАБЛЮДЕНИЯ НАД ОБРАЗОВАНИЕМ И ПРОРОСТАНИЕМ ЗИГОТ У *SPIROGYRA WEBERI* KÜTZ.

с 1 рисунком

При посещении пресноводных водоемов с целью изучения их альгофлоры мы обычно находим среди других водорослей одну из самых распространенных обитательниц пресных вод — спирогиру. Особый интерес представляет она в стадии конъюгации. Виды спирогиры трудно определяются, так как для их точной идентификации необходимо знать ряд признаков. К числу их относятся особенности строения клеток, строение и размеры копуляционного канала и главное, форма, размеры и строение оболочек продукта полового воспроизведения — зиготы.

Найти зиготы в природе нелегко. Поэтому мы задались целью вызвать процесс зиготообразования в искусственных условиях, в лаборатории, с тем, чтобы получить зиготы для определения видов спирогир.

Для этих опытов прежде всего необходимо было постоянно иметь живой материал, т. е. лабораторную культуру водоросли. Мы выращивали спирогиру на растворе А. Н. Данилова следующего состава: дистиллированной воды 750 см³, почвенной вытяжки, приготовленной на садовой или листовой почве 250 см³,* $Ca(NO_3)_2$ 0.2 г, K_2HPO_4 0.2 г.

По наблюдениям Молиша (Molisch, 1896) одноосновный фосфат калия мало пригоден для культивирования спирогиры, в то время как двуосновный обеспечивает ее хороший рост.

* Методика приготовления почвенной вытяжки описана в общей части «Определителя пресноводных водорослей СССР», вып. 1, 1951.

Спирогиру мы собирали в различных прудах — в Екатерингофе, в саду Александро-Невской лавры и Таврическом, в Стрельне.

Помещая спирогиру, собранную в различных водоемах, в указанный питательный раствор, мы круглый год имели живой материал для наблюдений и опытов.

О процессе зиготообразования у спирогиры имеются различные мнения; некоторые из них считаем небезынтересными здесь привести. В. С. Козловский (1890) пишет: «Мне не удавалось наблюдать, чтобы постепенное подсыхание воды вызывало конъюгацию у спирогиры, хотя существует мнение, что и самый половой акт может быть вызван неблагоприятными условиями питания. Не удавалось мне вызвать конъюгацию и охлаждением, хотя можно подумать, что понижение температуры здесь является вызывающим моментом у живущих в естественных условиях спирогир» (стр. 15). Клебс (Klebs, 1896) отмечает, что важнейшим морфогенетическим условием для конъюгации и зиготообразования у спирогиры надо считать освещение.

Уледя (Uehla, 1923) высказал мнение, что только концентрация pH определяет поведение спирогиры (происходит ли у нее вегетативное развитие или зиготообразование).

Бенеке (Benecke, 1925) сообщает, что в его опытах конъюгация наступала при отсутствии азотистого питания.

Л. И. Курсанов и Н. А. Комарницкий (1945) указывают, что причиной зиготообразования является недостаток азота при обильном углеродистом питании.

В течение двух лет мы проводили ряд опытов, пытаясь вызвать конъюгацию у спирогиры в искусственных условиях, помещая водоросль в питательные растворы, из которых азот был исключен полностью или частично, в растворы с избытком углеродистого питания, с железом и без него. Приготовлялись растворы с органическими соединениями, с различной концентрацией pH; помещалась спирогира в различные температурные условия и т. п. Кроме того, бралась проба ила в том же месте, откуда мы брали спирогиру, и помещалась в кристаллизатор, выставленный на подоконник южного окна.

Все дальнейшие наблюдения велись параллельно на водоеме и в лаборатории. Постепенно количество спирогир в водоеме увеличивалось, разрастались они и в кристаллизаторе.

3 VI 1958 г. в кристаллизаторе начался процесс конъюгации, который можно было наблюдать в различных стадиях, вплоть до образования зигот. Температура воды в кристаллизаторе была 21° C, pH 6.4. 9 VI началась конъюгация спирогиры и в водоеме, где температура воды равнялась 10° C, а pH составляла также 6.4.

Процесс зиготообразования и сохранение зигот в воспринимающих клетках спирогир мы наблюдали в различных местах водоема до 10 VIII. Наличие этого процесса в водоеме устанавливалось даже макроскопически по ватообразным скоплениям побуревших нитей спирогир на поверхности воды. В кристаллизаторе всплывшие конъюгирующие нити спирогир с зиготами держались на поверхности воды до 3 VIII, затем зиготы начали опускаться на дно кристаллизатора, а остатки нитей постепенно разрушались.

Дальнейшие наблюдения на водоеме показали постепенное исчезновение зигот (они также, вероятно, опускались на дно водоема). Разрастание вегетативных нитей спирогир продолжалось до глубокой осени.

Все наши опыты, имевшие целью вызвать конъюгацию спирогиры, оканчивались неудачно, за исключением одного, когда спирогира была перенесена из раствора Данилова в среду Кноппа, лишенную азота, но содержащую $FeCl_3$, через которую пропускался углекислый газ в течение 2 минут.

В этом опыте, поставленном 15 VI 1956, в некоторых нитях наблюдалась конъюгация 22 VI. Однако неоднократное повторение указанного эксперимента не дало положительных результатов.

Неудачи опытов натолкнули нас на мысль перейти к изучению конъюгации спирогиры в природных условиях.

Для своих наблюдений мы выбрали пруд в саду Александро-Невской лавры. Это небольшой старый выкопанный водоем, куда стекают грязные воды расположенного рядом предприятия.

Свои наблюдения на водоеме мы начали 8 IV 1958, когда он еще был покрыт льдом. 17—18 V впервые были вытянуты скопления спирогир с глубины 18—25 см; одни нити были бледные, другие более зеленые. Длина клеток колебалась от 98.4μ до 151.7 μ, ширина была 28.7 μ. Каждая клетка имела одну ленту хроматофора.

Наблюдения производились утром и вечером и продолжались до конца ноября (26 XI).

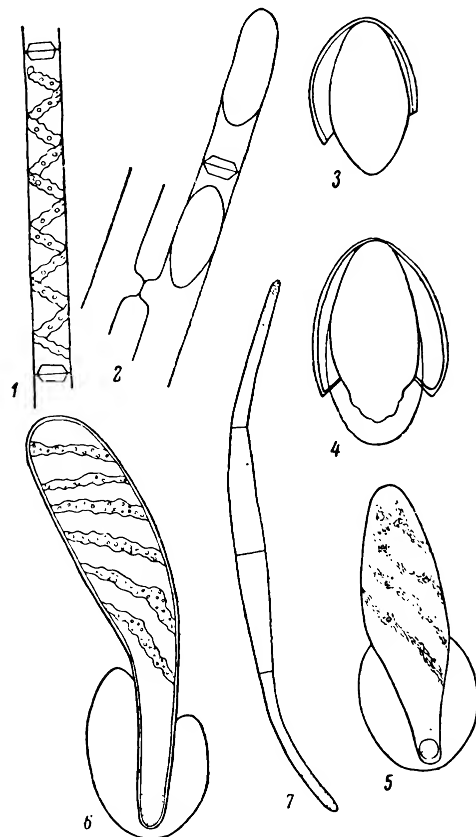
За ночь водоем покрывался тонкой ледяной корочкой, под которой находились спирогиры; днем лед таял. Спирогира в это время хорошо выглядела как макроскопически, так и при просмотре под микроскопом. Лишь 29 XI водоем покрылся толстым слоем льда. Наблюдения пришлось прекратить.

Зимой (в декабре и январе) мы пробивали слой льда и брали пробы ила, однако нитей спирогиры или ее зигот обнаружить не удалось.

По собранным летом экземплярам спирогиры, а также по зрелым зиготам (по зеленым определение не производится) удалось установить вид спирогиры. Оказалось, что это *Spirogyra weberi* Kütz. (определение проверил В. И. Полянский).

Интересно отметить, что в результате наших наблюдений в природе за процессом зиготообразования у *Spirogyra weberi* мы получили данные, противоречащие указаниям Л. И. Курсанова и Н. А. Комарницкого (1945) и Н. Н. Цешинской (1953), согласно которым у этого вида спирогиры зиготы образуются только осенью.

Собирая зиготы, мы решили пронаблюдать за их прорастанием (рисунок). Проростки спирогир найти в природе очень трудно и мало кто из исследователей их видел. В литературе указывается, что зигота у спирогиры прорастает после определенного периода покоя.



Spirogyra weberi Kütz.

1 — вегетативная нить (увел. 240); *2* — нить со сформировавшимися зиготами (увел. 240); *3—6* — прорастание зиготы (увел. 400); *7* — зигота, проросшая двумя концами (стадия 4-х клеток).

Прингсгейм (Pringsheim, 1852) пишет, что экземпляры *Spirogyra jugalis*, собранные в августе, сохранялись в копуляционном состоянии в течение всей зимы в низком стеклянном сосуде, на дно которого они постепенно опускались. Некоторые зигоспоры прорастали в феврале, другие в апреле. С момента их образования и до прорастания прошло 8 месяцев.

Трендле (Tröndle, 1907) оставлял зрелые зиготы, собранные 24 VII, в плоском стеклянном сосуде с водой, покрытым стеклом на прямом солнечном свету. 22 IX появились первые проростки.

Нас заинтересовал вопрос: нельзя ли заставить зиготы прорастать быстрее, сокращая период их покоя. С этой целью нами было поставлено несколько серий опытов.

Для этих исследований брались зиготы, собранные в водоеме 17 VII 1958. Методика получения зигот очень проста. Дно стеклянной банки выстилалось плотной белой бумагой, на нее клались предметные стекла, а затем в банку на стекла и белую бумагу опускались конъюгирующие спирогиры. По мере надобности материал извлекался с помощью пипетки или пинцета.

I серия опытов — опыты поставлены 15 X 1958 и закончены 14 XI 1958.

В разных вариантах применялась вода различного происхождения и состава: из Невы, водопроводная, из пруда, где обитала спирогира, и откуда были собраны зиготы, дистиллированная и дважды дистиллированная. Зиготы помещались в чашки Петри с водой, которые были выставлены на подоконник южного окна.

Зиготы проросли во всех чашках; однако количество проростков в чашках с водой из пруда, с дистиллированной и дважды дистиллированной оказалось значительно большим, нежели в чашках с невской и водопроводной водой.

Во всех чашках, кроме чашки с водой из пруда, проростки развивались и были в хорошем состоянии до 14 XI, но затем они стали постепенно бледнеть и разлагаться. Проростки же, находившиеся в воде из их «родного» водоема, сохранились до марта 1959 г. и дали начало новой поросли спирогир.

II серия опытов — опыты поставлены 27 X 1958 и закончены 25 XI 1958. Зиготы помещались в дистиллированную воду, в раствор Кноппа и раствор Данилова, приготовленный на вытяжках из садовой и листовой почв. Одни чашки Петри с названными растворами и зиготами ставились в светокамеру, а другие на подоконник.

Наибольшее количество проростков дали зиготы в растворе Данилова (приготовлен на вытяжке из садовой и листовой почв), находившемся на подоконнике южного окна и в светокамере. Много проростков образовали также зиготы в растворе Кноппа, помещенном на подоконнике.

III серия опытов — 4 II 1959 зиготы были помещены в дистиллированную и дважды дистиллированную воду. 9 II большое количество проростков образовалось в чашках, стоявших на подоконнике южного окна, в светокамере же зиготы не проросли.

Этот же опыт был повторен 23 II 1959. Уже 25 II в поле зрения микроскопа можно было наблюдать большое количество проростков, которые сохранились до 29 II, а затем стали разрушаться. В этом опыте мы наблюдали редкое и интересное явление — двустороннее прорастание зиготы.

При изучении прорастания зигот можно было наблюдать, как изменяется состояние зрелой зиготы. Вначале у нее постепенно исчезает гематохром, она зеленеет, внутри нее начинают резко выделяться ленты хроматофора. Вскоре оболочка зиготы разрывается в продольном направлении и между двумя половинками оболочки выходит проросток. В узкой («корневой») части проростка обычно хорошо видно под микроскопом огромное количество подвижных точек, которые исчезают через несколько дней. Значение этих образований пока не выяснено; возможно, что это запасные питательные вещества, которые расходуются по мере развития проростка, или какие-нибудь включения протоплазмы.

Итак, наши наблюдения над спирогирой показали, что ее можно хорошо культивировать в течение круглого года в растворе Данилова. Как установлено нами, период интенсивной конъюгации в природе у изученного вида приходится на летние месяцы — июнь и июль. Материал для получения зигот можно легко собрать. Помещая их в дистиллированную воду, а также в питательные растворы Кнопа и Данилова, можно сократить период их покоя и наблюдать прорастание. В наших опытах оно происходило на 4—5-й день после их начала. Особенно хорошо прорастали зиготы и сохранялись проростки спирогир в воде из того водоема, в котором они обитали.

Литература

Голлербах М. М. и В. И. Полянский. (1951). Пресноводные водоросли и их изучение. Определитель пресноводных водорослей СССР, 1. — Козловский В. С. (1890). Материалы для флоры водорослей Сибири. II. Зап. Киевск. общ. естествоиспыт., XI. — Курсанов Л. И. и Н. А. Комарницкий. (1945). Курс низших растений. — Цешинская Н. И. (1953). Определитель низших растений, I. — Benecke W. (1925). Zur Frage der Bedingungen der Konjugation bei *Spirogyra*. Flora, 118/119. — Klebs G. (1896). Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. — Molisch H. (1896). Die Ernährung der Algen (Süsswasseralgen, II Abhandlung). Sitz. Math.-Naturwiss. Classe. Kais. Akad. Wiss., Abt. 1, 105. — Pringsheim N. (1852). Algologische Mitteilungen. — Tröndle A. (1907). Über die Kopulation und Keimung von *Spirogyra* Bot. Ztg., I. — Uleha V. (1923). Über Co_2- und pH-Regulation des Wassers durch einige Süßwasseralgen Ber. Deutsch. Ges., 41.

210-я средняя школа,
Ленинград.

(Получено 24 III 1960).

Е. Я. Мирошниченко

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СОРНЫХ РАСТЕНИЙ ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР В КРЫМУ

Установление закономерностей развития сорных растений углубляет знание их биологии и помогает разработке мер борьбы с ними.

При уточнении мероприятий по борьбе с сорняками овощных культур в Крымской области следует принять во внимание особенности развития поздних яровых сорняков, которые наиболее четко выражены у растений из рода *Amaranthus*.

Большое значение имеет явление сезонности в развитии некоторых видов. В условиях Крыма поздние яровые сорняки, и особенно сорняки из рода *Amaranthus*, являются тягостными засорителями овощных культур. Возможность засорения почвы полей семенами этих сорняков усиливается благодаря наличию сезонных форм, развитие которых весьма напоминает неотению.

Сорное растение щирица запрокинутая (*Amaranthus retroflexus* L.), повсеместно распространенная в Крыму, проявляет себя как особенно злостный сорняк в овощных культурах. Развиваясь в массовом количестве на полях, почва которых сильно засо-

рена ее семенами (а это наблюдается почти в каждом овощеводческом хозяйстве), щирица при недостаточном уходе за полем нередко угнетает и даже заглушает культурные растения. Злостными сорняками овощных культур Крыма, главным образом в степной его части, являются также щирицы жминдовидная и белая. Щирица белая (*A. albus* L.) весьма засухоустойчива и сильнее других видов этого рода засоряет неорошаемые поля овощных и других пропашных культур. Щирица жминдовидная (*A. blitoides* S. Wats.), которую относили некоторое время к карантинным сорнякам, интенсивно распространяется на овощных полях. В степной зоне Крыма она довольно часто встречается на полях, вдоль дорог, на улицах и площадях, в скверах, нередко сплошным ковром покрывая целые участки.

Для развития этих сорняков особенно благоприятны хорошо удобренные, рыхлые и влажные почвы полей, занимаемых овощными культурами. Наиболее влаголюбива щирица запрокинутая. Семена щириц ежегодно пополняют почвенные запасы и благодаря прочной оболочке долго сохраняют жизнеспособность. Массовые всходы щириц обычно наблюдаются в мае—июне, когда почва достаточно прогрета. В дальнейшем появление всходов продолжается до окончания вегетационного периода (ноябрь). Полив и культивация стимулируют прорастание новых партий семян.

У всех трех упомянутых видов щирицы по времени появления всходов можно выделить весеннюю, летнюю и осеннюю формы.

Весенняя форма. Вегетативные части растений из всходов, появляющихся в апреле—июне, развиваются чрезвычайно мощно. Взрослые особи в благоприятных условиях произрастания поражают своими размерами, доходящими иногда до гигантизма. Так, щирица запрокинутая достигает 1.5 м высоты и сильно ветвится, причем длина ветвей первого порядка достигает 80 см, а диаметр главного стебля у корневой шейки 3 см. Растения густо облиственны, цвет листвы темно-зеленый. Размеры листовых пластинок соответствуют мощности растения; длина их, в среднем, составляет 10—12 см, ширина 5—6 см. Многочисленные ответвления заканчиваются соцветиями с многими тысячами цветков. Увеличение количества последних продолжается по мере роста всего растения и не прекращается после начала цветения. Кроме верхушечных соцветий, закладываются боковые, возникающие в пазухах листьев. Растения очень плодовиты. С одного хорошо развитого экземпляра в почву попадает свыше 500 000 семян. Число ярусов (считая от семядолей) у таких растений не менее 20 (см. таблицу).

Средние размеры сорняков из рода *Amaranthus*

Название видов	Высота главного стебля (в см)			Длина ветвей 1-го порядка (в см)			Число ярусов		
	Сезонные формы								
	весенняя	летняя	осенняя	весенняя	летняя	осенняя	весенняя	летняя	осенняя
A. retroflexus	120	60	4	70	30	3	20	10	3
A. blitoides	60	30	5	100	50	10	30	15	5
A. albus	70	50	7	80	30	4	12	7	4

Столь же мощными вегетативными органами характеризуются хорошо развитые экземпляры щирицы жминдовидной. Высота главного стебля таких растений достигает 70 см, длина нижних боковых ветвей, в свою очередь густо ветвящихся, — 150 см. Ветвей первого порядка у одного растения до 10 и более. Почти на каждые 1—2 см длины нижних, а также и других ветвей, приходится густое соцветие с десятками и сотнями плодов, созревающих вскоре после окончания цветения. Семенная производительность таких особей, естественно, велика и составляет, в среднем, по нашим подсчетам 700 000 семян на растение.

Растения щирицы белой также весьма велики. Высота их достигает 80 см, а длина нижних ветвей 100 см. Количество семян, ими производимых, составляет более миллиона на одно растение.

Весенняя форма всех трех видов щирицы имеет длительный период развития — 4—5 месяцев. Цветение начинается примерно через месяц после появления всходов. Рост и развитие продолжаются до осени. Естественное отмирание растений наблюдается в сентябре—октябре.

Очевидно, что все фазы онтогенеза весенних форм проходят в условиях, наиболее благоприятных для вегетативного развития растений.

Летняя форма. Растения из всходов, появляющихся позже, в июле-сентябре, т. е. летние формы, развиваются слабее и имеют заметно меньшие размеры по сравне-

нию с весенними. Характерно здесь то, что продолжительность роста вегетативных частей (а следовательно, и степень их развития) до наступления цветения находится в прямой зависимости от времени появления всходов: чем раньше появляются всходы, тем длительнее развитие вегетативной сферы, тем крупнее растение к моменту цветения, и наоборот, чем позже появляются всходы, тем короче срок развития вегетативных частей и мельче размеры плодоносящих растений. Длительность цикла развития щириц соответствует числу междоузлий или ярусов. Число ярусов, в свою очередь, изменяется в зависимости от времени появления всходов, уменьшаясь от весны к осени (см. таблицу). Так, у летних растений щирицы жминдовидной высота главного стебля составляет в среднем 30 см; длина ветвей первого порядка также меньше — 40—60 см; число ярусов 15; соответственно меньше степень ветвления и число листьев. Примерные размеры растений двух других видов щирицы также приводятся в таблице.

Все фазы развития у растений летних форм проходят ускоренно. По формированию генеративных органов и плодоношению они как бы «догоняют» весенние формы, длительно растущие и плодоносящие, обсеменяя почву в сроки, оптимальные для вида. Сорняки из летних всходов производят семян меньше, чем весенние, мощно развитые экземпляры, раньше вступая в плодоношение, успевают за два-три месяца закончить жизненный цикл и внести в почву дополнительные количества вполне созревших семян. В отличие от весенних форм, летние растения щирицы появляются в условиях меньшей влажности почвы и воздуха, в период высокой температуры (до 40° и выше), перегрева верхнего слоя почвы и сильной инсоляции. В этих условиях у растений щирицы начинается депрессия в развитии вегетативных частей, тогда как генеративные органы по темпам формирования как бы выходят на первое место.

Осенняя форма. Теплая крымская осень, при достаточно интенсивной инсоляции и выпадающих в это время осадках, благоприятствует вегетации до наступления устойчивого похолодания. В это время и наблюдается развитие осенних форм сорняков, признаки которых выражены особенно резко.

В октябре—ноябре, когда отмирают весенние и летние формы, появляется новая волна всходов щирицы. Они встречаются главным образом на полях и других систематически обрабатываемых участках, как до зяблевой вспашки, если последняя проводится в сентябре—октябре, так и после нее. После зяблевой вспашки, проведенной во второй декаде ноября, появления всходов не наблюдалось, по-видимому, в связи с похолоданием. Примечательна меньшая (от 0.3 см до 1.0—2.0 см), чем обычно (1.0—1.0 см), глубина, с которой прорастают семена щирицы осенью.

Растения осенних форм имеют карликовые размеры: высоту чаще от 2 до 10 см, малую длину ветвей первого порядка, в среднем всего от 2 до 8 ярусов (см. таблицу). Основным отличием осенних форм от весенних и летних является чрезвычайно сокращенный (менее одного месяца) жизненный цикл. При этом бутонизация и цветение начинаются настолько быстро после появления всходов, что установить период вегетативного развития растений до начала цветения иногда весьма затруднительно. Создается впечатление, что всходы появляются уже со сформировавшимися соцветиями (верхушечными). Формирование и вызревание семян протекает весьма ускоренно. Количество семян с одного растения — от десятков до нескольких сотен, т. е. вполне достаточное для обеспечения потомства. Генеративная фаза развития растений явно преобладает над вегетативной.

Продолжительность жизненного цикла осенних форм, как и летних, находится в прямой зависимости от времени появления всходов. Здесь «чувствительность» растений еще бо́льшая: разница в появлении всходов на 1—2 недели уже влечет соответствующие изменения в темпе прохождения цикла развития, что может быть отнесено к влиянию фотопериодов на процессы развития растений. Установлено, что чем менее благоприятны условия, тем больше сокращается продолжительность фаз, тем раньше начинается плодоношение. К неблагоприятным условиям для вегетативного развития осенних форм сорняков можно отнести не столько низкую влажность воздуха и почвы и увеличение амплитуды колебаний температуры, сколько иные, чем весной и в начале лета, условия освещения. Мы особо подчеркиваем роль изменений факторов среды, при которых проходят рост и развитие осенние формы представителей рода *Amaranthus*, учитывая значение внешних условий для ранних стадий онтогенеза растений (Ильин и Васильченко, 1935).

Осенние формы, подобные описанным, наблюдались нами у мари белой (*Chenopodium album* L.), мари многосеменной (*Ch. polyspermum* L.), солянки русской (*Salsola ruthenica* Iljin), горца птичьего (*Polygonum aviculare* L), гулявника изменчивого (*Sisymbrium polymorphum* [Murr.] Roth) и просвирняка пренебреженного (*Malva neglecta* Wallr.). У этих видов также не исключена возможность развития летних форм.

Весенняя, летняя и осенняя формы сорняков связаны рядом переходов (промежуточных форм). Это затрудняет более четкое определение признаков сезонных форм. Тем не менее, сезонный полиморфизм у сорняков, всходы которых появляются с весны и до осени, отчетливо обнаруживается в биологических особенностях рассмотренных видов щирицы; он выражается в ускорении развития, сочетающемся с задержкой роста и отсутствием верхних ярусов у более поздних форм. Ускорение развития летних и осенних форм служит приспособлением для выживания вида в условиях регуляр-

ного ухода за полем. Сорняки, всходы которых появляются после культивации, успевают обсемениться до очередной культивации, прополки и т. п., т. е. в промежутках между обработками.

Причины развития сезонных форм. Преобразования, связанные с сезонным полиморфизмом у летней и осенней форм щирицы, прямо противоположны преобразованиям у растений сезонно-диморфных видов (виды *Euphrasia*, *Gentiana* и др.). Если у последних осенние виды или формы, по сравнению с весенними, отличаются лучшим развитием (Цингер, 1928), то наблюдения за сезонными формами щирицы показывают обратное. Большее число междоузлий и лучшее развитие всех частей растения характеризуют у щирицы и некоторых других сорняков именно весеннюю, нормальную для вида форму.

Необходимо заметить, что особенности сезонных форм щирицы повторяются в миниатюре в развитии каждой особи, независимо от времени ее появления. Это хорошо прослеживается у *A. retroflexus* и выражается в убывающих размерах и ускоренных темпах развития побегов, появляющихся на растении последовательно во времени.

Побег любого порядка представляет собой как бы самостоятельное растение, подчиняющееся той же закономерности развития, в зависимости от условий среды, что и особь в целом. При этом наиболее ускоренное развитие репродуктивных органов наблюдается, как правило, на побегах (любого порядка) возрастно молодых, но стадийно более старых участков растения.

Своеобразное сочетание закономерностей вегетативного развития с темпами прохождения фенофаз отдельными частями растения связано с высокой пластичностью и жизнеспособностью *A. retroflexus*. Все жизненные процессы растительного организма, будучи неразрывно связаны с внешней средой, направлены на обеспечение потомства при чрезвычайно рациональном использовании питательных веществ. Эта биологическая особенность *A. retroflexus* имеет, несомненно, важное значение в жизни вида и требует специального рассмотрения. Но можно предполагать, что в причинах возникновения и развития сезонных форм растений и сезонных побегов есть много общего.

Как выше отмечалось, летние и осенние формы, находясь в сравнительно неблагоприятных условиях среды, ускоренно развиваются. Это приспособление представляет собою один из ярких примеров единства организма и среды у сорнополевых растений. В то же время нельзя не учитывать и внутренних свойств растительных организмов.

Надо полагать, что сезонный полиформизм у сорняков обусловлен сложным комплексом условий среды, важное значение в котором принадлежит фотопериодическому воздействию (Жданова, 1947).

Многое еще не ясно в биологии осенних и летних форм сорных растений, начиная уже с того, являются ли их признаки наследственными и имеет ли в данном случае значение явление разноплодия (гетерокарпии). Ф. П. Любич (1949), указывая на то, что наследственная неравноценность плодов и семян одной особи является исходной причиной расчленения вида на сезонные формы, к сожалению не затрагивает подробнее ни видов щирицы, ни других упоминаемых выше сорняков.

С. А. Котт (1947), отмечая необычную пластичность в приспособлении и развитии сорняков, описывает карликовые растения щетинника зеленого (*Setaria viridis* [L.] P. B.), горца вьющегося (*Polygonum convolvulus* L.) и мари белой (*Chenopodium album* L.), объясняя это явление недостатком питательных веществ и особенно влаги. Условиями среды объясняет он и формирование подушкообразных кустов куриного проса (*Echinochloa crus-galli* [L.] K. et Sch.), щетинника сизого (*Sertaria glauca* [L.] P. B.) и других сорняков, а также вариации (от карликовых до мощно развитых растений и растений-гигантов) в развитии многих видов сорных растений. При этом Котт отмечает, что рост и плодоношение у сорных растений не всегда обусловливают друг друга и нередко находятся в противоречии.

В Крыму, по дорогам, мусорным местам, окраинам полей также встречаются карликовые растения *A. retroflexus*, *A. blitoides*, *A. albus*, *Ch. album*, *Salsola ruthenica*, *Portulaca oleracea*, *Sisymbrium polymorphum*, *Heliotropium europaeum*. Размеры этих растений, производящих нормальные для вида семена, уменьшены в десятки раз (до 2—5 см), соцветия формируются после развития третьей, второй и даже первой пары листьев. От обычных растений этих видов, произрастающих нередко вокруг на расстоянии 2—3 м, карлики отличаются также сокращенными сроками прохождения фенофаз. Карликовость в данном случае зависит от резко неблагоприятных условий среды (сухость и уплотненность почвы, нарушение режима питания) и проявляется, независимо от развития сезонных форм, в любой отрезок вегетационного периода.

Интересно отметить сходство признаков летних и осенних форм сорняков с проявлениями неотении у растений. О неотенических явлениях писал еще Ч. Дарвин (1868), а в более позднее время Дильс (Diels, 1906), В. М. Арциховский (1911), А. Л. Тахтаджян (1943), Н. Т. Васильченко (1948), А. А. Шахов (1950) и ряд других авторов.

Сезонные изменения у сорных растений не только внешние (депрессивный рост и отсутствие верхних ярусов), но и внутренние, по ходу физиологических процессов в растительном организме (ускоренное и депрессивное развитие), аналогичны ярусной неотении. Нужно сказать, что в биологических особенностях неотенических, сезонных

и карликовых форм растений имеется много общего, тем более, что все эти формы развиваются в условиях удаленных от оптимума для данного рода. Следует отметить, что остро ощущается недостаточная разработка вопросов, связанных с подобными биологическими свойствами у многих видов растений.

Выводы

1. Сорняки из рода *Amaranthus* (*A. retroflexus*, *A. blitoides* и *A. albus*), обладая высокой пластичностью, развивают на полях в Крыму весенние, летние и осенние формы, отличающиеся по своим биоморфологическим особенностям (сезонный полиморфизм). Свойства летних и осенних форм аналогичны проявлениям ярусной неотении с ее характерным признаком — ускорением развития, сочетающимся с задержкой роста и отсутствием верхних ярусов.

2. Развитие сезонных форм щирицы определяется условиями среды, отличающимися от оптимальных (пониженная влажность почвы и воздуха, высокие или, наоборот, пониженные температуры и неодинаковые амплитуды колебания их в течение дня и ночи, высокая инсоляция и др.), важное значение среди которых имеет изменение фотопериода.

3. Ускорение развития летних и осенних форм обеспечивает выживание вида в условиях регулярного ухода за полем: сорняки успевают обсемениться в промежутках между обработками. Чтобы не допустить обсеменения летних и осенних форм сорных растений, обработку почвы нужно продолжать во вторую половину лета и осенью, по мере появления всходов сорняков.

4. Изучение сезонных, карликовых и неотенических форм растений имеет большое практическое значение и ведет к познанию закономерностей преобразования растений под влиянием среды. Поэтому необходимо специальное изучение признаков этих форм и причин, ведущих к соответствующим преобразованиям у различных видов растений, в частности у сорнополевых.

Литература

Арциховский В. М. (1911). О педогенезе у растений. Изв. СПб. бот. сада, 11, 1. — Васильченко И. Т. (1948). Неотения у цветковых растений. Тр. БИН АН СССР, сер. I (Флора и систематика высших растений), 7. — Дарвин Ч. (1868). Прирученные животные и возделанные растения, 1. — Жданова Л. П. (1947). Фотопериодическая реакция короткодневных и длиннодневных растений в связи с их возрастом. ДАН СССР, 58, 3. — Ильин М. М. и И. Т. Васильченко. (1935). Семейство *Amaranthaceae* — Амарантовые. Кн.: Сорные растения СССР, 2. — Котт С. А. (1947). Биологические особенности сорных растений и борьба с засоренностью почвы. — Любич Ф. П. (1949). Разноплодие (гетерокарпия) и его значение в борьбе с сорными растениями. Автореф. диссерт., Инст. зернов. хоз. ю.-в. СССР, Саратов. — Тахтаджян А. Л. (1943). Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений. Тр. Ереванск. гос. унив., 22. — Цингер Н. В. (1928). О подвидах большого погремка *Alectorolophus major* Rchb. — Шахов А. А. (1950). Установки и задачи эволюционной экологии растений: Сб.: Растение и среда, 2. — Diels L. (1906). Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich.

Сибирское отделение
Академии наук СССР,
Новосибирск.

(Получено 2 VII 1959).

И. Г. Мусаев

СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ И ПРОДУКТИВНОСТЬ КЕРМЕКОВО-СОЛОДКОВО-ПЫРЕЙНОГО ЛУГА С ЛЮЦЕРНОЙ И СОЛОНЕЧНИКОМ НА СЕВЕРОДАГЕСТАНСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

С 4 рисунками

Сообщества с преобладанием *Agropyron repens*, *Glycyrrhiza glabra* и *Limonium meyeri* широко распространены по слабо засоленным влажным участкам пойм южных рек с солончаковато-болотисто-луговыми почвами. Такие сообщества используются в основном как сенокосы.

Нередко в подобном пойменно-луговом сообществе доминирует 5—6 видов сразу, из которых одни могут быть хорошими, а другие посредственными или даже плохими кормовыми растениями. Поэтому для получения сена хорошего качества в отношении

таких полидоминантных сообществ самым главным является установление рациональных сроков сенокошения. Этому в значительной мере помогает изучение сезонного ритма и динамики урожайности фитоценозов. В условиях Дагестана подобные работы до сих пор не проводились. Следует заметить, что по изучению развития и ритмики пойменно-луговых сообществ южных зон имеется вообще очень мало работ.

Методика наших исследований основывалась на «Кратком руководстве для геоботанических исследований. . .».[1] Химические анализы образцов грунтовых вод и растений, результаты которых приведены здесь, выполнены соответственно в почвенной и биохимической лабораториях Дагестанского филиала АН СССР. Показатели сезонного развития характеризуемого сообщества приведены по данным наблюдений 1953 г.

Фитоценоз, в котором проводились наблюдения в течение ряда лет (1952—1956 гг.), расположен в 1.5 км к юго-востоку от кутана Большой Аджи-аул, Кизылюртовского района (Присулакская низменность), на 20 м ниже уровня Черного моря. Это идеально ровный участок с солончаковато-луговой увлажненной мощной почвой.

Травостой питается как атмосферной, так и грунтовой водой; уровень последней регулируется количеством воды в рядом проходящем протоке Куру-Койсу и за сезон вегетации колеблется в пределах 194—480 см. Практически воду эту можно считать незасоленной (1.12 г сухого остатка солей в 1 л воды или 0.11%). Средняя влажность почвенного слоя 0—70 см составляет 13.1% и за сезон вегетации растительности колеблется в пределах 10.0—14.2%.

За период исследований в сообществе были отмечены следующие 49 видов: многолетние луговые злаки — *Agropyron repens* (L.) P. B., *A. pectiniforme* Roem. et Schult., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Lolium perenne* L., *Phragmites communis* Trin.; луговые бобовые — *Glycyrrhiza glabra* L., *Medicago coerulea* Less. (многолетники) и *Melilotus officinalis* (L.) Desr. (двулетник); эфемеры и эфемероиды — *Alyssum desertorum* Stapf, *Bromus squarrosus* L., *B. mollis* L., *Erodium cicutarium* L'Her., *Erophila praecox* DC., *Poa bulbosa* L., *Ranunculus oxyspermus* M.B., *Taraxacum vulgare* Schrenk, *Veronica polita* Fr., *Viola occulta* Lehm.; прочие растения — *Achillea nobilis* L., *Artemisia monogyna* Waldst. et Kit., *A. scoparia* Waldst. et Kit., *Asparagus caspius* Hohen., *Asperula humifusa* (M. B.) Bess., *Atriplex tatarica* L., *Bupleurum marschallianum* C. A. M., *Centaurea salicifolia* M. B., *Chenopodium album* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Convolvulus fischerianus* V. Petr., *Euphorbia seguieriana* Neck., *Falcaria vulgaris* Bernh., *Galatella punctata* (Lindl.) Nab. E., *Galium humifusum* (Willd.) Stapf, *Goniolimon tataricum* (L.) Boiss., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Lactuca tatarica* (DC.) C. A. M., *Limonium meyeri* (Boiss.) Kntze, *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Odontites serotina* (Lam.) Dum., *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bge., *Rubus caesius* L., *Scabiosa ochroleuca* L., *Sisymbrium loeselii* L., *Sonchus asper* (L.) Mill., *Syrenia siliculosa* (M. B.) Andrz., *Thalictrum minus* L., *Thesium ramosum* Hayne, *Tragopogon orientale* L., *T. major* Jacq.

Как видно из приведенного списка, здесь встречаются самые разнообразные группы растений: типичные пойменно-луговые злаки, бобовые разнотравные многолетники и сопутствующие им растения, ксероморфные полукустарнички, пустынные эфемеры и эфемероиды, различные сорняки и случайные растения.

Доминантами, создающими основную растительную массу, являются 5 многолетних растений: *Agropyron repens*, *Limonium meyeri*, *Galatella punctata*, *Glycyrrhiza glabra*, *Medicago coerulea* ssp. *infradaghestanica* Sinsk. Они образуют около 90% всей сенокосной массы. Остальные 43 вида дают не более 10% урожая травостоя.

О ритмах вегетационного развития наиболее обильных 20 видов дает представление феноспектр, представленный на рис. 1 (толщина каждой полоски спектра соответствует обилию растения).

К середине апреля почти все луговые растения начинают вегетировать. В середине мая цветут и плодоносят эфемеры. В июне цветет большинство луговых растений. В конце июля остается лишь несколько длительно вегетирующих видов, которые цветут и плодоносят в августе—сентябре. К октябрю почти весь травостой усыхает, и лишь после дождей некоторые луговые растения вторично вегетируют, образуя зеленую массу листьев.

Таким образом, в вегетационном развитии этого сложного полидоминантного пойменно-лугового сообщества наблюдаются 2 периода бурного цветения растений: конец апреля—середина мая и вторая половина июня.

В первый период, когда цветут эфемеры, зеленая масса луговых трав еще небольшая, а в июне, в период цветения и бутонизации большинства типичных луговых растений, в сообществе образуется сочная, довольно значительная валовая и поедаемая масса, пригодная к скашиванию (рис. 2). К 1 июля валовой урожай воздушно-сухого вещества составил 64.6 ц/га, а поедаемая масса 26.5 ц/га. Наиболее ценные

---

[1] Полное название: Краткое руководство для геоботанических исследований в связи с полезащитным лесоразведением и созданием устойчивой кормовой базы на юге европейской части СССР. Сборник статей, 1952.

кормовые растения *Agropyron repens* и *Medicago coerulea* в это время дают 43.4% общего урожая трав.

На рис. 3 и 4 приведены некоторые показатели сезонной динамики развития 5 доминирующих растений травостоя.

Высокое содержание белка в *Agropyron repens* наблюдается до 1 июля (рис. 3, *А*), когда достигает максимума и поедаемая масса растения (14.4 ц/га воздушно-сухого вещества). В это время *Agropyron* цветет и имеет высоту 63 см, что вполне достаточно для скашивания.

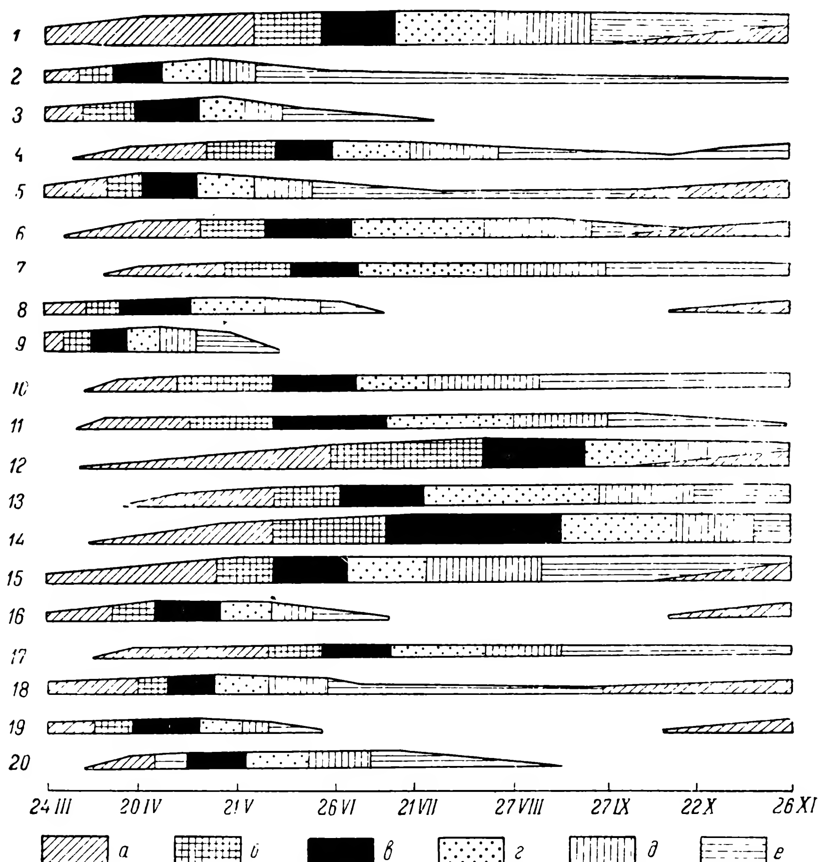


Рис. 1. Феноспектр 20 основных растений кермеково-пырейного луга.

Фенофазы: *а* — вегетация растения, *б* — бутонизация (колошение), *в* — цветение, *г* — плодоношение, *д* — обсеменение, *е* — сухостой. Названия видов: *1 — Agropyron repens, 2 — Alyssum desertorum, 3 — Arenaria serpyllifolia, 4 — Asperula humifusa, 5 — Bromus squarrosus, 6 — Calamagrostis epigeios, 7 — Centaurea salicifolia, 8 — Erodium cicutarium, 9 — Erophila praecox, 10 — Euphorbia seguieriana, 11 — Falcaria vulgaris, 12 — Galatella punctata, 13 — Glycyrrhiza glabra, 14 — Limonium meyeri, 15 — Medicago coerulea, 16 — Medicago minima, 17 — Melilotus officinalis, 18 — Poa bulbosa, 19 — Taraxacum vulgare, 20 — Tragopogon orientale.*

Показатели вегетационного развития *Medicago coerulea* ssp. *infradaghestanic* идентичны показателям *Agropyron repens*. Наибольшую массу *Medicago* образует также к началу июля (рис. 3, *Б*).

Кривые развития *Glycyrrhiza glabra* приведены на рис. 4, *А*. Это растение с начала вегетации до стадии обсеменения (август) имеет высокий процент белка (до 14.1%) при относительно низком содержании клетчатки (23.5—26.6%). Максимум поедаемой массы оно дает к началу июля. Но поедаемая часть урожая очень небольшая (2.8 ц/га воздушно-сухого вещества) — она почти в 4 раза меньше валового урожая. В дальнейшем поедаемая масса солодки уменьшается еще больше. Это говорит о том, что кормовая ценность солодки в сене невысокая.

На рис. 4, *Б* и *В* приведены кривые развития *Galatella punctata* и *Limonium meyeri*. Эти растения вегетируют очень долго — с апреля и почти до конца ноября. Максимальную валовую массу (17.1 ц/га воздушно-сухого вещества) *Galatella* образует в октябре (рис. 4, *Б*), а *Limonium* в сентябре (35.5 ц/га) (рис. 4, *В*), тогда как поедаемая масса каждого из них на протяжении всего периода развития не превышает 2—2.5 ц/га. Питательная ценность их также невысокая. В пойменно-луговых сенокосных сообществах низменного Дагестана они являются нежелательными, и их следует уничтожать. Участки, отличающиеся массовым развитием *Limonium* и *Galatella* необходимо распахать и подвергнуть коренному улучшению.

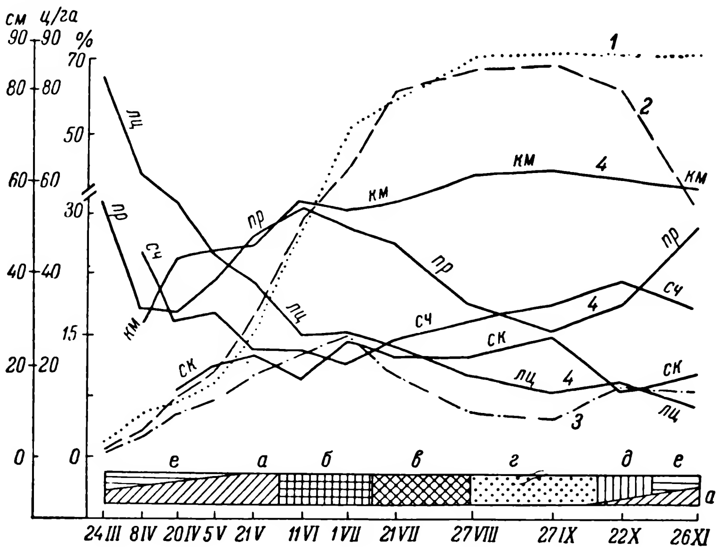


Рис. 2. Динамика сезонного развития кермеково-солодково-пырейного сообщества.

1 — высота травостоя (в см); *2* — валовой урожай воздушно-сухого вещества (в ц/га); *3* — поедаемая масса; *4* — соотношения массы доминирующих растений (в %): *пр* — пырей, *лц* — люцерна, *ск* — солодка, *сч* — солонечник, *км* — кермек. Фенофазы основных растений: *а* — вегетация, *б* — бутонизация (колошение), *в* — цветение, *г* — плодоношение, *д* — обсеменение, *е* — сухостой.

Урожайность кермеково-солодково-пырейного травостоя в целом в разные годы изменяется в небольших пределах — от 73.4 до 99.6 ц/га воздушно-сухого вещества (см. таблицу). Однако масса отдельных преобладающих растений изменяется по годам довольно сильно. Например, в 1955 г. масса *Agropyron repens* уменьшилась в 2 раза по сравнению с 1952 г.; масса люцерны и кермека колеблется в еще более широких пределах.

Динамика урожайности кермеково-солодково-пырейного сообщества с люцерной и солнечником по годам

	Среднегодовая температура воздуха (в °С)	Сумма осадков (в мм)	Средняя влажность почвенного слоя 0—70 см (в %)	Максимальный урожай воздушно-сухого вещества (в ц/га)					
				пырея	люцерны	солодки	солнечника	кермека	всего травостоя
1952 г.	12.6	226	13.1	20.4	10.8	12.3	17.1	35.5	96.1
1954 г.	11.3	302	11.6	14.3	4.6	13.5	22.1	24.5	79.0
1955 г.	13.0	387	12.6	10.1	7.8	13.4	27.8	14.3	73.4
1956 г.	10.4	366	—	13.6	6.0	9.1	30.1	40.8	99.6
Среднее	11.8	320	12.4	14.6	7.3	12.1	24.3	28.8	87.0

Такие резкие колебания в урожайности отдельных видов при относительно стабильном общем урожае всего травостоя довольно заметно сказываются на выходе поедаемого вещества. Так, например, в 1956 г. урожайность поедаемой массы была значительно ниже, чем в 1952 г., хотя по валовому запасу трав 1956 г. был более уро-

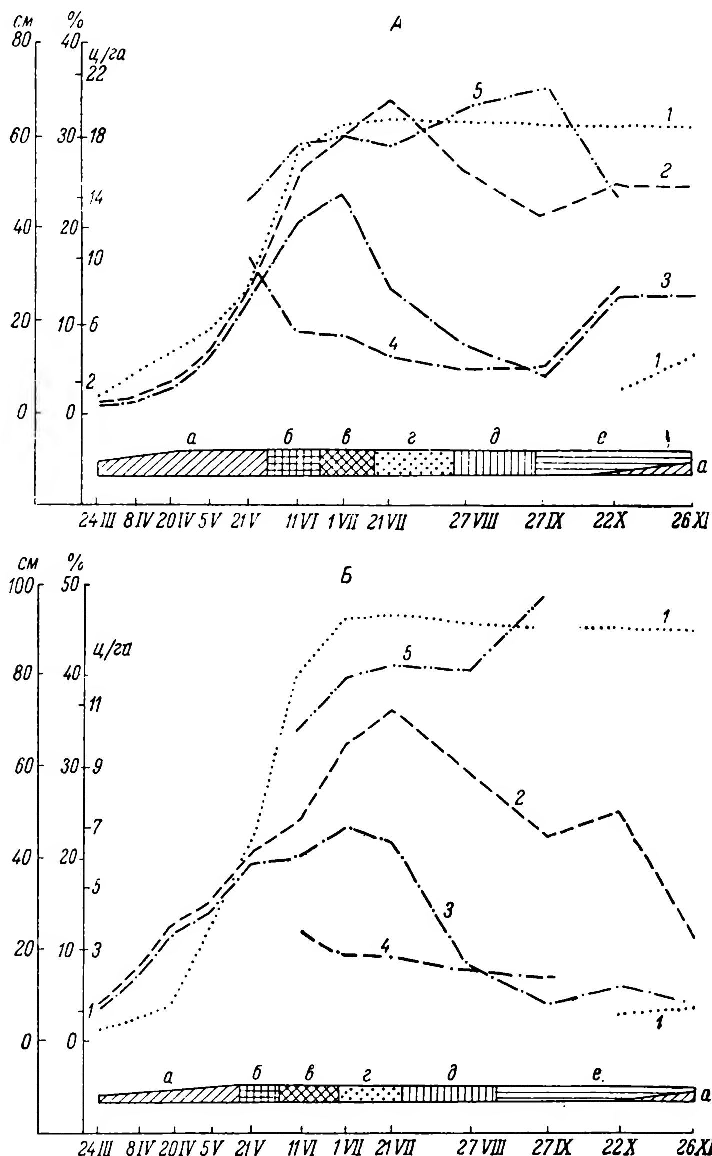
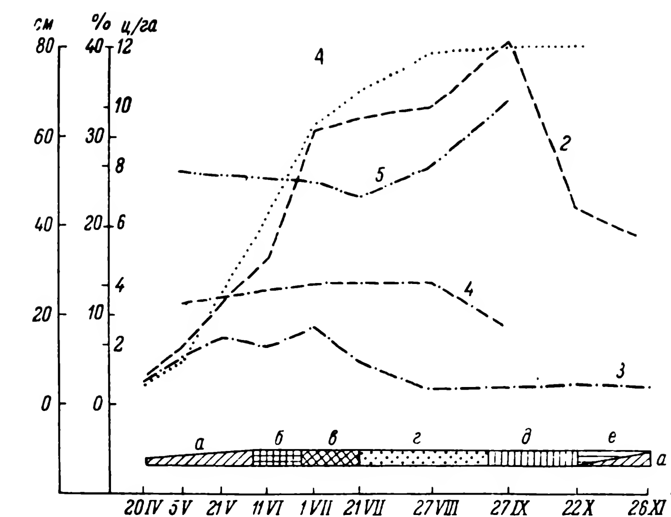


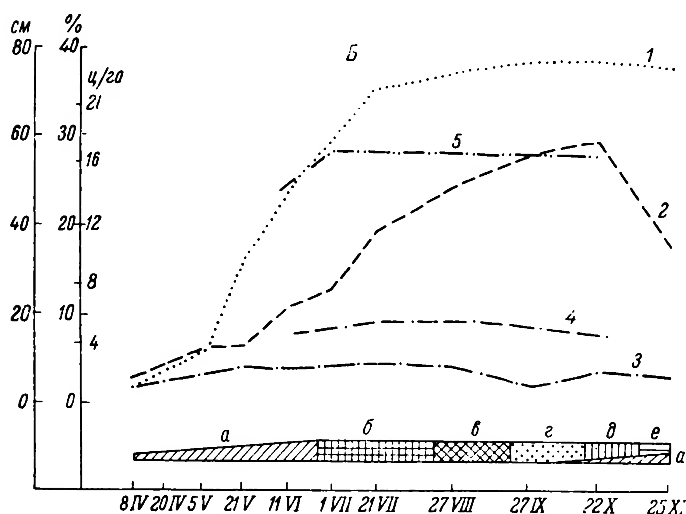
Рис. 3. Динамика вегетационного развития *Agropyron repens* (А) и *Medicago coerulea* (Б).

1 — длина побегов (в см); 2 — валовой урожай воздушно-сухого вещества (в ц/га); 3 — поедаемая масса (в ц/га); 4 — содержание белка в % от абсолютно-сухого вещества; 5 — клетчатка. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

жайным. Это легко объяснить, если учесть, что в 1956 г. масса *Agropyron repens* и *Medicago coerulea* была намного меньше, чем в 1952 г. (см. таблицу).

Таким образом, при установлении сроков скашивания широко распространенных в поймах рек и других влажных местах полидоминантных луговых травостоев следует иметь в виду не только валовую массу трав, но и качественный состав





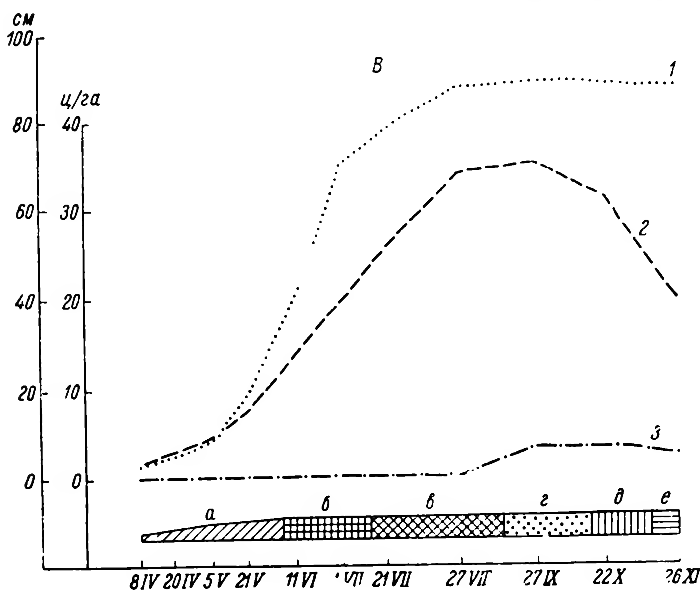


Рис. 4. Динамика вегетационного развития *Glycyrrhiza glabra* (А), *Galatella punctata* (*Б*), *Limonium meyeri* (В).

1 — высота растения (в см); 2 — валовой урожай воздушно-сухого вещества (в ц/га); 3 — поедаемая масса (в ц/га); 4 — содержание белка в % от абсолютно-сухого вещества; 5 — клетчатка. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

фитоценоза, когда происходит максимальное накопление в нем поедаемой массы наиболее ценных луговых растений.

Однако при сенокошении о качественной оценке травостоя часто забывают. В Дагестане в равнинных условиях сенокошение обычно проводят ближе к периоду максимального накопления валовой растительной массы (июль и позже), когда урожайность поедаемого вещества значительно падает.

Полидоминантные травостои с преобладанием *Agropyron repens*, *Medicago coerulea*, *Glycyrrhiza glabra*, *Galatella punctata* и *Limonium meyeri* в упомянутых условиях следует скашивать во второй половине июня, когда хорошо поедаемые и высокопитательные кормовые растения — *Agropyron repens* и *Medicago coerulea* — бутонизируют (колосятся) или цветут, бывают довольно сочными, содержат много питательных веществ и образуют максимум валового и поедаемого вещества. В этот период и большинство прочих луговых растений проходит фазу цветения, а длительно вегетирующие *Galatella punctata* и *Limonium meyeri* находятся на ранних фазах развития. Все они в это время также образуют значительную поедаемую массу.

При своевременном скашивании в подобных пойменно-луговых сообществах за 1—1$^1/_2$ месяца после первого укоса вновь накапливается значительная сочная отавная масса. Ее также можно скашивать, производя, таким образом, второй укос за сезон.

Дагестанский
научно-исследовательский
институт сельского хозяйства,
г. Махачкала.

(Получено 29 VI 1959).

Т. Д. Колесникова

К ПОЗНАНИЮ ТРЕТИЧНОЙ ФЛОРЫ ЗАОБСКОГО ЯРА В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

С 1 таблицей рисунков

Обнажение Заобский яр, представляющее собою обрывистую часть высокого левобережного Приобского плато примерно на широте г. Томска, является одним из наиболее богатых в Западной Сибири местонахождений третичных растений. Однако до настоящего времени нет единого мнения в отношении возраста отложений, заключающих растительные остатки. Так, П. А. Никитин (1948), впервые изучавший растительные остатки из этого обнажения, пришел к выводу об их плиоценовом возрасте; он считал, что образование осадков с этими остатками происходило в период преобразования третичной сибирской флоры в ее современный состав. Список предварительных определений П. А. Никитина, содержащий около 100 названий ископаемых плодов и семян, опубликован недавно М. Г. Горбуновым (1959).

По Т. А. Якубовской (1957), занимавшейся изучением листовых отпечатков из этого же местонахождения, указанные отложения имеют миоценовый возраст, так как содержат отпечатки листьев *Taxodium*, *Nyssa*, *Liquidambar* и других представителей тургайской флоры.

Из макроскопических растительных остатков Заобского яра следует еще указать на найденные М. Г. Горбуновым (Горбунов и Баркалов, 1955; Горбунов, 1957, 1959) орехи *Juglans cinerea* L., шишки *Metasequoia disticha* (Heer) Miki и *Seguoia langsdorfii* (Brongn.) Heer, а также плоды яблони *Malus obensis* Gorb.

В 1959 г. автору настоящей статьи был прислан образец породы весом в 16 кг, собранный в 1957 г. М. Г. Горбуновым из этого обнажения на левом берегу протоки р. Оби, в 83 км южнее устья р. Томи. Он был взят из горизонта темно-серых песчанистых слюдистых глин, вскрывающихся на урезе воды и содержащих обильные прослои измельченного растительного детрита. После специальной обработки образца в нем были обнаружены ископаемые плоды и семена следующих растений: *Selaginella* ex gr. *mnioides* C. A. M. foss., *Glyptostrobus europaeus* (Br.) Heer, *Metasequoia dicticha* (Heer) Miki, *Najas* cf. *foveolata* A. B. foss., *Caldesia proventitia* Nikit., *Carex rosrtata* Stokes foss., *Dulichium vespiforme* Reid, *Scirpus melanospermus* C. A. M. foss., *Scirpus* sp., *Epipremnum ornatum* Reid et Chandl., *E. cristatum* Nikit., *Aracispermum canaliculatum* Nikit., *Spirematospermum wetzleri* (Heer) Chandl., *Alnus* sp., *Betula aptera* Dorof., *Morus* cf. *alba* L. foss., *Nymphaea* sp., *Ceratophyllum submersum* L. foss., *Stephania* sp., *Liriodendron geminata* Kirchh., *Cleome rugosa* (E. M. Reid) Dorof., *Aldrovanda vesiculosa* L. foss., *Rubus* sp., *Phyllanthus kireevskianus* (Nikit.), Dorof., *Ph. compassica* Dorof., *Actinidia* cf. *eriantha* Benth. foss., *Decodon globosus* (E. M. Reid) Nikit., *D. gibbosus* E. M. Reid, *Nyssa disseminata* (Ludw.) Kirchh., *Myriophyllum praespicatum* Nikit., *Proserpinaca pterocarpa* Dorof., *Aralia racemosa* L. foss., *A. cf. nudicaulis* L. foss., *Teucrium tatianae* Nikit., *Physalis* sp., *Sambucus ebulus* L. foss., *Patrinia* sp. foss.

Бо́льшая часть видов (или их современные аналоги) рассматриваемой флоры (*Metasequoia disticha*, *Dulichium vespiforme*, *Betula aptera*, *Liriodendron geminata*, *Decodon globosus*, *D. gibbosus*, *Nyssa disseminata*, *Prosepinaca pterocarpa*, *Aralia racemosa*, *A.* cf. *nudicaulis*) сохранилась ныне в некоторых районах Сев. Америки и юго-западного Китая, преимущественно в областях с умеренным муссонным климатом.

Другую часть составляют виды, аналогичные современным тропическим видам (*Selaginella* ex gr. *mnioides*, *Glyptostrobus europaeus*, *Epipremnum ornatum*, *E. cristatum*, *Stephania* sp., *Phyllanthus kireevskianus*, *Ph. compassica*, *Actinidia* cf. *eriantha*).

И, наконец, в этой флоре присутствуют в небольшом количестве ископаемые аналоги некоторых широко распространенных в настоящее время водно-болотных растений, таких, как *Najas foveolata*, *Carex rostrata*, *Scirpus melanospermus*, *Ceratophyllum submersum*, *Aldrovanda vesiculosa* и др.

В целом эта флора воспроизводит еще довольно богатую видами растительность аркто-третичного типа и, очевидно, была представлена (учитывая и результаты изучения листовых отпечатков Т. А. Якубовской) лесными сообществами из березы и дуба, к которым примешивались *Metasequoia*, *Juglans acuminata*, *Liquidambar europaeum*, а по берегам водоемов встречались заросли ив, болотного кипариса (*Taxodium dubium*), глиптостробуса (*Glyptostrobus europaeus*) и ниссы (*Nyssa disseminata*). В этих лесах было много лиан (*Epipremnum ornatum*, *E. cristatum*, *Stephania*, *Actinidia* cf. *eriantha*), современные аналоги которых распространены в лесах субтропического и тропического типа.

Наличие во флоре Заобского яра аркто-третичных видов растений, вымерших в этих широтах в начале среднего миоцена или может быть еще в конце олигоцена (Дорофеев, 1959) и свойственных теперь только областям с тепло-умеренным или даже тропическим климатом, подтверждает мнение об олигоцен-миоценовом, но не более молодом возрасте этой флоры. Отсутствие таежных элементов, появившихся в Зап. Сибири приблизительно в конце миоцена (Дорофеев, 1959), также свидетельствует о более древнем возрасте исследуемой флоры.

Не говорят о более молодом возрасте флоры и имеющиеся в списке П. А. Никитина (Горбунов, 1959) довольно многочисленные виды современных травянистых, преимущественно водно-болотных растений, многие из которых и в настоящее время широко распространены в Зап. Сибири (например, *Cyperus fuscus*, *Scirpus maritimus*, *S. lacustris*, *Carex rostrata*, *C. pseudocyperus*, *Ceratophyllum submersum*, *Naumburgia thyrsiflora* и др.). Древность, по крайней мере большинства этих видов, подтверждается как их широкими современными ареалами (многие виды почти космополиты), так и ископаемыми находками (их остатки отмечены во многих семенных флорах миоценового возраста). По-видимому, обитание в условиях большой влажности, и в особенности в такой относительно неизменной среде как водная, способствовало тому, что они почти без изменения дошли до настоящего времени.

Большинство видов ископаемой флоры Заобского яра, таких, как *Taxodium dubium*, *Glyptostrobus europaeus*, *Epipremnum ornatum*, *E. cristatum*, *Spirematospermum wetzleri*, *Liriodendron geminata*, *Phyllanthus compassica*, *Nyssa disseminata* и другие, характерны для настоящих олигоценовых флор Зап. Сибири типа тавдинской, томской и реженской, которые, в свою очередь, почти ничем не отличаются от широко распространенных в Зап. Сибири буроугольных флор (тарской, козюлинской и др.). В то же время эта флора содержит много общих видов и родов с миоценовыми флорами юга европейской части СССР (*Selaginella* ex gr. *mnioides*, *Spirematospermum wetzleri*, *Cleome rugosa*, *Decodon globosus*, *D. gibbosus*, *Aralia*, *Sambucus ebulus*, *Ceratophyllum submersum*, *Aldrovanda*).

По мнению П. И. Дорофеева (1957 : 284), «все западносибирские третичные флоры, по составу еще арктотретичные и лишенные элементов современной таежной флоры, можно было бы считать олигоценовыми как аналогичные и вполне сопоставимые с некоторыми тургайскими флорами Казахстана». Такое представление о возрасте западносибирских арктотретичных флор может быть целиком отнесено и к флоре Заобского яра.

Ниже приводятся описания некоторых видов найденных нами растительных остатков и сведения об их современном и прошлом распространении.

Metasequoia disticha (Heer) Miki (таблица, *2*)

On the change of flora in Eastern Asia since Tertiary Period (1941) 261, fig. VIII, A—G; Горбунов, Остатки рода *Metasequoia* в третичн. отлож. Зап. Сибири, Сб. пам. Криштофовича (1957) : 316, 317, рис. 2. — *Sequoia disticha* Heer, Beitr. zur fossilen Flora Spitzbergens (1876) : 63, t. 12, fig. 2a; t. 13, fig. 9—11. — *Metasequoia* sp. Дорофеев, *Metasequoia* в третичн. отлож. басс. Зеи, ДАН СССР, т. 127, № 5 (1951) : 886, 887; Плиоц. раст. Урала, Бот. журн., т. 37, № 6 (1952) : 852, табл. 1, фиг. 17—24.

В нашей коллекции имеется большое количество ископаемых семян с кожистыми крыльями, верхушки которых (в отличие от *Sequoia sempervirens*) всегда превышают семя и загнуты внутрь над вырезом. По своему строению они аналогичны семенам современной *M. glyptostroboides* Hu et Cheng, отличаясь от последних только несколько

меньшей величиной. *M. glyptostroboides* Hu et Cheng сохранилась в настоящее время в качестве очень редкого реликтового растения только в горах юго-западного Китая (пров. Сычуань и Хубэй).

Из этого же местонахождения М. Г. Горбуновым в 1957 г. были описаны ископаемые шишки, также принадлежащие к этому роду.

Так как полностью еще не произведена ревизия всех ископаемых остатков, описанных под названием *Sequoia langsdorfii* и *Taxodium distichum*, многие из которых в действительности оказались остатками рода *Metasequoia*, трудно более или менее точно судить о прошлой геологической истории этого рода. В настоящее время несомненные ископаемые остатки *Metasequoia* известны из третичных отложений Сев. Америки (от палеоцена до миоцена), из меловых отложений Приамурья, из третичных отложений Дальнего Востока, Японии, Камчатки, Зап. и Вост. Сибири, Павлодарской области и Урала (Свердловская область). Последнее местонахождение является пока самым западным из известных. В пределах Зап. Сибири остатки *Metasequoia* особенно обильны в глинах олигоценового возраста (Горбунов, 1957).

Betula aptera Dorof. (таблица, *6*)

Об остатках раст. из третичн. отлож. в районе с. Новоникольского на Иртыше в Зап. Сибири, ДАН СССР, т. 101, № 5 (1955) : 942, фиг. 10, 11.

Этот вид является ископаемым аналогом современных видов из секции *Costatae* (Rgl.) Koehne — *B. delavayi* Franch. и *B. potanini* Batalin. Представители этой секции имеют орешки с очень узким крылом в виде тонкой каймы или совсем бескрылые и сохранились ныне только в Китае в горах Сычуаня и Ганьсу.

Stephania sp. foss. (таблица, *8*)

Этот род из сем. *Menispermaceae* представлен в коллекции одним эндокарпием хорошей сохранности. Эндокарпий почти округлый в очертании, около 4 мм в поперечнике, вторично сильно сжатый с боков. Брюшная сторона почти прямая. Спинка округлая и снабжена широким подковообразным гребнем, опоясывающим вокруг почти весь эндокарпий за исключением микропилярного конца. Эндокарпий согнутый, так что микропиле и рубчик помещаются недалеко друг от друга на брюшной стороне. Гребень имеет на всем своем протяжении радиально направленные поперечные ребрышки и к брюшной стороне постепенно суживается с обеих концов. Наибольшая ширина гребня 1.5 мм. Центральная часть эндокарпия плоская и часто (у современных эндокарпиев этого рода) с отверстием посередине.

Из современных представителей этого рода с ископаемыми эндокарпиями наиболее сходны эндокарпии вида *S. tetrandra* S. Moore из Юннаня, представляющего собою травянистую, слабо древеснеющую лиану, встречающуюся на покрытых кустарниками склонах.

Большинство современных представителей сем. *Menispermaceae* (до 300 видов) являются обитателями тропических стран. И только немногие роды (*Menispermum*, *Calycocarpum*) или виды (*Cocculus carolinus* DC. в Сев. Америке, *C. laeba* DC. в восточном Средиземноморье и некоторые другие) живут во внетропических областях. Это преимущественно полукустарниковые лианы с опадающими, тонко кожистыми овальными или сердцевидными листьями.

В прошлом представители сем. *Menispermaceae* были распространены значительно шире в северных внетропических областях. Большинство найденных листовых отпечатков происходит из мела Сев. Америки и северо-восточной Азии, откуда описаны роды *Cocculites* и *Menispermites*; кроме того, из меловых и третичных отложений Зап. Европы известны отпечатки рода *Menispermum*. По плодам, встречающимся в ископаемом состоянии в виде характерных «косточек» (эндокарпиев) в миоценовых и плиоценовых отложениях Европы и Зап. Сибири, установлены роды *Menispermum* и *Sinomenium*.

Liriodendron geminata Kirchh. (таблица, 7)

Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit (1957) : 531, t. 743, fig. 146—147; Дорофеев, Об олигоц. фл. с Козюлино в устье р. Томи, ДАН СССР, т. 127, № 5 (1959) : 1174. — *L. tulipifera* L. foss. apud Reid, The plioc. floras of the D.-Pr. border, Meded. Riyksopsp. Delfst, № 6 (1915) : 3, t. VIII, fig. 1—3; Mädler, Die plioc. Flora von. Frankfurt am Main, Senkenberg., Abh. 446 (1939) : 98, t. 8, fig. 13—18; Szafer, Flora plioc. z Kroscienka n/Dunajcem (1947) : 91, t. VIII, fig. 5—14; Дорофеев, Мэотич. фл. из окр. г. Одессы, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, в. 11 (1955) : 130, табл. IV, фиг. 4.

Под формальным видовым названием *L. geminata* Kirchh. Кирхгеймер объединяет все известные ископаемые остатки семян, принадлежащие этому роду, так как часто имеются только ископаемые семена, а не целые плоды, по строению которых можно было бы установить их видовую принадлежность.

В нашей коллекции содержится большое количество семян, которые, как и у современных представителей этого рода, в большинстве случаев соединены по два; они продолговатые, асимметричные, с коротким трубчатым микропилярным концом и мелкобугорчатой поверхностью серо-коричневого цвета.

В настоящее время род *Liriodendron* представлен двумя видами деревьев с опадающей листвой — *L. tulipifera* L., сохранившимся только в мезофильных лесах атлантической Сев. Америки, и *L. chinense* (Hemsl.) Sarg., ограниченным в своем распространении горными областями Китая, где встречается на высоте от 1000 до 2000 м.

Наиболее древние ископаемые остатки этого рода в виде листовых отпечатков известны из меловых отложений Сев. Америки. В нижних отделах верхнего мела этот род достигает здесь, по степени разнообразия форм, наибольшего развития, затем к концу мела он почти полностью исчезает из Сев. Америки. Первые третичные находки листовых отпечатков *Liriodendron* имеются из эоцена Англии и Исландии. В миоцене этот род становится обычным компонентом евразиатских тургайских флор от Зап. Европы до Японии. Позднее в плиоцене в результате наступившего похолодания этот обширный ареал распадается на два значительно меньших по площади ареала — в Зап. Европе и в юго-восточной Азии. Из этих двух плиоценовых очагов рода *Liriodendron*, согласно К. К. Шапаренко (1937 : 152—153), ведут свое начало оба современных вида этого рода: из западноевропейского — *L. tulipifera* L., из восточноазиатского — *L. chinense* (Hemsl.) Sarg. Самые молодые ископаемые остатки *Liriodendron* в виде листовых отпечатков известны из четвертичных отложений Франции.

Достоверные ископаемые остатки плодов и семян этого рода известны из нижнеплиоценовых отложений Зап. Европы (Голландия, Германия, данные 1939 г., и Польша) и олигоцена Зап. Сибири.

Aldrovanda vesiculosa L. foss. (таблица, *17*)

Никитин, Об ископ. семенах *Aldrovanda* L. Зап. Воронежск. СХИ, т. VII, (1927) : 3, 6 рис. 1; Никитин, Плиоц. и четверт. фл. Воронежск. обл. (1957) : 158, табл. VI, фиг. 1.

A. vesiculosa L., имеет в настоящее время очень широкую область распространения (Скандинавия, Средняя и Атлантическая Европа, Зап. Европа, Средиземноморье, Африка, Малая Азия, Япония, Австралия и Ост-Индия), но встречается в пределах всего современного ареала крайне редко и спорадически. Причина такого загадочного распространения альдрованды, как справедливо отмечал еще С. Коржинский (1887), состоит, очевидно, в том, что в настоящее время *A. vesiculosa* вымирает, и ее уединенные и разбросанные местонахождения представляют собою лишь остатки прежнего, некогда более обширного ареала.

Действительно, палеоботанические находки *Aldrovanda* свидетельствуют о том, что в прошлом, подобно *Brasenia*, *Trapa* и *Salvinia*, этот род был распространен значительно шире, являясь довольно обычным компонентом третичных и даже плейстоценовых семенных флор. Семена *Aldrovanda* под различными видовыми формальными названиями известны из эоцена и олигоцена Англии, из миоценовых отложений Германии, данные 1939 г., Ростовской области Украины и Зап. Сибири, из плиоцена Воронежской обл., из четвертичных отложений окрестностей г. Галича и р. Немана.

Actinidia cf. eriantha Benth. foss. (таблица, *13*)

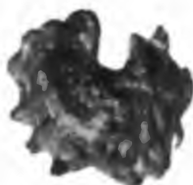
Современные представители этого рода — лианообразные кустарники, распространенные в странах юго-восточной Азии, преимущественно в Китае и Японии. Са-

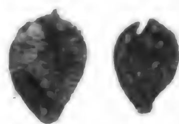
---

Объяснение таблицы

1 — *Glyptostrobus europaeus* (Br.) Heer, семя (увел. 7); *2* — *Metasequoia disticha* (Heer) Miki, семя (увел. 7); *3* — *Epipremnum cristatum* Nikit., семя (увел. 8); *4* — *Epipremnum ornatum* Reid et Chandl., семя (увел. 8); *5* — *Scirpus melanospermus* C. A. M. foss., орешек (увел. 14); *6* — *Betula aptera* Dorof., орешек (увел. 9); *7* — *Liriodendron geminata* Kirchh., пара соединенных семян (увел. 8); *8* — *Stephania* sp. foss., эндокарпий (увел. 6); *9* — *Cleome rugosa* (E. M. Reid) Dorof., семя (увел. 11); *10* — *Phyllanthus kireevskianus* (Nikit.) Dorof., семя (увел. 8); *11* — *Phyllanthus compassica* Dorof., семя (увел. 12); *12* — *Nyssa disseminata* (Ludw.) Kirchh., эндокарпий с отвалившейся крышечкой (увел. 6); *13* — *Actinidia* cf. *eriantha* Benth. foss., семена (увел. 9); *14* — *Aralia racemosa* L. foss., семена (увел. 9); *15* — *Aralia* cf. *nudicaulis* L. foss., семена (увел. 9); *16* — *Aldrovanda vesiculosa* L., современное семя (увел. 11); *17* — *Aldovanda vesiculosa* L. foss., семя (увел. 11); *18* — *Proserpinaca pterocarpa* Dorof., плод (увел. 9); *19* — *Teucrium tatianae* Nikit., орешек со спинной и брюшной стороны (увел. 12); *20* — *Patrinia* sp. foss., семянка с прицветником (увел. 9); *21* — *Sambucus ebulus* L. foss., эндокарпии (увел. 10).


1

2

3

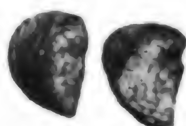
4

5


6

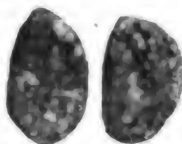
7

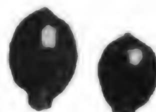
8

9

10

11

12

13

14

15

16
17

18

19

20

21

мые северные местообитания находятся на Амуре и Сахалине. К югу ареал распространяется в Индию и части Малайского архипелага.

Ископаемые остатки *Actinidia* в виде листовых отпечатков известны из верхнемеловых отложений. Но значительно чаще они встречаются в третичных отложениях, где представлены весьма характерными семенами. Большинство этих находок известно из плиоценовых отложений Западной Европы (Reid, 1915; Kirchheimer, 1957) и Польши (Szafer, 1947, 1957), где они обычно объединяются под общим видовым формальным наименованием *A. faveolata* Reid. Это сборный вид, тип которого наиболее приближается к современным *A. arguta* (Sieb. et Zucc.) Planch. и *A. kolomikta* (Rupr.) Maxim.

В нашей коллекции содержится четыре семени неправильно обратнояйцевидной формы, 1.6—2×0.8—1 мм, с заметно оттянутым микропилярным концом и более или менее выраженным гребнем, проходящим по спинке семени. Ячейки поверхности округломногоугольные, крупные, глубокие, с высокими стенками.

Наибольшее сходство по форме и строению ячеек семена нашей коллекции обнаруживают не с *A. arguta* и *A. kolomikta*, а с современными семенами *A. eriantha* Benth. из Юннаня, которую Дэнн (Dunn, 1911) относит к секции *Vestitae*. Представители этой секции, в противоположность двум другим более северным секциям, включающим *A. arguta*, *A. kolomikta* и другие виды, распространены только в более южных тропических районах юго-восточной Азии. Семена видов, относящихся к секции *Vestitae*, весьма характерны благодаря наличию у них глубоких крупных ячеек с высокими стенками и хорошо отличаются от семян представителей более северных секций (*A. arguta*, *A. kolomikta*, *A. polygama* и др.), ячейки которых никогда не бывают глубокими и имеют толстые и низкие стенки. Однако мы не можем полностью отождествлять ископаемые семена нашей коллекции с семенами ныне живущей *A. eriantha* Benth., так как ячейки поверхности у последних, как правило, располагаются в более или менее заметные ряды, чего нет у ископаемых семян. Кроме того, ячейки поверхности семян *A. eriantha* Benth. немного мельче, чем у ископаемых семян нашей коллекции, так что в поперечнике семени их укладывается большее количество.

Nyssa disseminata (Ludw.) Kirchh. (таблица, *12*)

Palaeobot. Beitr. z. Kennt. Braunkohlenschichten (1937) : 916, fig. 11; Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit (1957) : 569, t. 46, fig. 170—173; Дорофеев, Новые данные об олигоц. фл. у д. Реженки в Зап. Сибири, ДАН СССР, т. 123, № 1 (1958) : 172, фиг. 30; Об олигоц. фл. с. Козюлино в устье р. Томи, ДАН СССР, т. 127, № 5 (1959) : 1104. — *Pinus disseminata* Ludwig, Foss. Pfl. aus Wetterauer Braunkohle (1858) : 89, t. XX, fig. 2 a—g. — *N.* cf. *silvatica* Marsh. foss. apud Reid, The plioc. floras of the D.-Pr. border, Meded. Riyksopsp. Delfst. № 6 (1915) : 121, t. 13, fig. 31—33; Szafer, Flora plioc. z Kroscienka n/Dunajcem (1947) : 152, 153, t. 12, fig. 13—15.

Под названием *N. disseminata* (Ludw.) Kirchh. объединяются ископаемые остатки рода *Nyssa*, встречающиеся в виде характерных эндокарпиев в отложениях третичного возраста (от олигоцена до нижнего плиоцена). Все известные ископаемые остатки как из нижнего плиоцена, так и из более древних отложений по своему строению почти не отличаются друг от друга и обычно сравниваются с эндокарпиями современной североамериканской *N. silvatica* Marsh.

Ввиду малой характерности листьев этого рода определение ископаемых остатков *Nyssa* производится исключительно по плодам, представленным вышеназванными эндокарпиями.

В нашей коллекции содержится один эндокарпий 7 мм дл. и 4 мм шир., с 6 плоскими ребрышками на спинной стороне, в верхней части которой находится треугольная крышечка (зародышевый клапан), занимающая примерно $^1/_3$ часть эндокарпия.

В настоящее время ареал этого рода сильно сократился, ограничиваясь востоком Сев. Америки и юго-восточной Азией (Центр. Китай и Индо-Малайская область), в то время как в третичный период (начиная с нижнего эоцена) представители этого рода были распространены значительно шире, будучи известны в ископаемом состоянии (преимущественно по плодам) из Зап. Европы, Зап. Сибири и Японии.

Nyssa представляет собою крупное дерево с опадающей листвой из сем. *Nyssaceae*, произрастающее в вышеназванных областях, преимущественно на болотах (*N. ogeche* и *N. uniflora*) и по берегам рек (*N. silvatica*). Однако *N. silvatica* встречается и во влажных лесах среднего горного пояса.

Aralia racemosa L. foss. (таблица, *14*)

В коллекции содержится большое количество семян. Семена мелкие, 2.0—2.3××1.1—1.3 мм, продолговатые, слабо двояковыпуклые, сплюснутые при фоссилизации, спинная сторона дуговидная, без оторочки. Поверхность гладкая и покрыта продольными извилистыми бороздками, располагающимися параллельно внешнему краю.

Описываемые семена настолько сходны с семенами североамериканской *A. racemosa* L., что нет надобности давать им другое название.

В ископаемом состоянии отпечатки листьев *Aralia* известны с нижнего мела. Плоды *Araliaceae* известны из неогеновых отложений многих пунктов Европы и Зап. Сибири.

Aralia cf. **nudicaulis** L. foss. (таблица, *15*)

Семена крупные, 3.5—4 мм × 2 мм, продолговатые, слабо двояковыпуклые, сплюснутые при фоссилизации. Спинка дуговидная, без оторочки, поверхность слегка морщинистая.

Из современных представителей с этими семенами наиболее сходны семена североамериканской *A. nudicaulis* L.

Sambucus ebulus L. foss. (таблица, *21*)

В коллекции содержится большое количество эндокарпиев, отличающихся от современных эндокарпиев *S. ebulus* лишь меньшей величиной. Они продолговатояйцевидные в очертании, постепенно суженные к верхушке, с брюшной стороны которой находится хорошо заметный рубчик, сплюснутые в спинно-брюшном направлении, черного цвета. Поверхность покрыта грубыми, хорошо заметными бугорками неравной высоты, соединенными в извилистые валики.

Впервые семена *Sambucus* в ископаемом состоянии были описаны К. и Е. М. Рид (Reid, 1915) из плиоценовых отложений Голландии под формальным видовым названием *S. pulchella* C. et E. M. Reid.

Позднее этот ископаемый вид был пересмотрен Шафером (Szafer, 1947), который сохранил прежнее название только за эндокарпиями с тонкой скульптурой (поверхность тонкоморщинистая), а остальные отнес к современным видам — *S. racemosa* L. и *S. ebulus* L. Однако приводимые им изображения ископаемых эндокарпиев, которые он сравнивает с эндокарпиями *S. ebulus* L. (Szafer, 1947, t. XIV, fig. 6—8), в действительности имеют с последними очень небольшое сходство. У них отсутствует характерное для эндокарпиев *S. ebulus* постепенное сужение от основания к верхушке; напротив, их бока почти параллельны друг другу и только у верхушки эндокарпии внезапно суживаются, напоминая скорее эндокарпии *S. racemosa* L.

Современный ареал *S. ebulus* L. охватывает Среднюю и Атлантическую Европу, Средиземноморье, Балканы, Мал. Азию и Иран. На территории СССР этот вид встречается только на крайнем юго-западе европейской части СССР, в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии (Копетдаг).

Литература

Горбунов М. Г. (1957). Остатки рода *Metasequoia* в третичных отложениях Западной Сибири. Сб. памяти А. Н. Криштофовича. — Горбунов М. Г. (1959). Об остатках плодов яблони (*Malus*) из третичных отложений Западной Сибири. ДАН СССР., 128, 3. — Горбунов М. Г. и И. А. Баркалов. (1955). К вопросу о стратиграфическом положении третичных флор в долине р. Оби в районе Томска. ДАН СССР, 105, 5. — Дорофеев П. И. (1957). Материалы к познанию западносибирской третичной флоры. Сб. памяти А. Н. Криштофовича. — Дорофеев П. И. (1959). О третичной флоре д. Лежанки на Иртыше. Палеонтолог. журн., 2. — Коржинский С. (1887). Материалы к географии, морфологии и биологии *Aldrovanda vesiculosa* L. Тр. Казанск. общ. естествоисп., XVII, 1. — Никитин П. А. (1948). Плиоценовые флоры с р. Оби в районе Томска. ДАН СССР, 61, 6. — Шапаренко К. К. (1937). *Liriodendron* — тюльпанное дерево. (Введение в эволюционную монографию). Тр. БИН. АН СССР, сер. 1, 4. — Якубовская Т. А. (1957). Новые находки третичной флоры в Томском Приобье. ДАН СССР, 116, 2. — Dunn S. T. (1911). A revision of the genus *Actinidia*, Journ. Lin. Soc., XXIX. — Kirchheimer F. (1957). Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. — Reid. C. a. E. M. (1915). The pliocene floras of the Dutch.-Prussian border. Mededeel., van Rijksopsporing van Delftstoffen, 6. — Szafer W. (1947). Flora plioceńska z Krościenka n/Dunajcem, I—II. — Szafer W. (1957). Plioceńska flora okolic Czorstyna.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 V 1960).

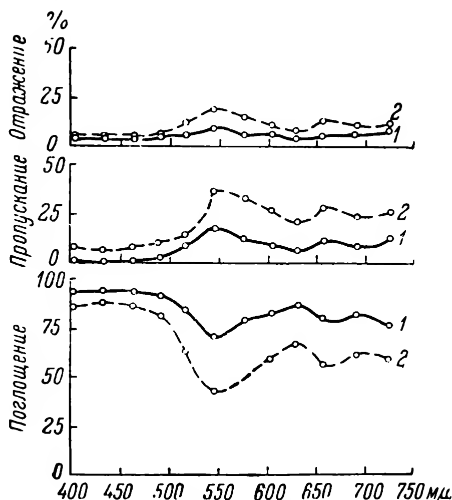
А. В. Хотянович

ИЗМЕНЕНИЕ ОПТИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ЛИСТЬЕВ ДУБА *QUERCUS RUBRA* L. ПОД ВЛИЯНИЕМ ГИББЕРЕЛЛИНОВОЙ КИСЛОТЫ

С 1 рисунком

Действие гиббереллиновой кислоты проявляется не только в стимулировании роста и изменении формы растения или его отдельных органов, но также и в изменении окраски растений. В подавляющем большинстве случаев листья растений, обработанных гиббереллиновой кислотой, становятся бледно-зелеными, нередко с желтоватым оттенком (Чайлахян, 1958), что является следствием снижения концентрации хлорофилла в листьях (Ullman, Krekule, 1958; Хотянович, Байдалина, 1959). Изменение окраски растений в связи с воздействием на них гиббереллина побудило нас к изучению оптических свойств листьев дуба, обработанных этим препаратом.

Наши исследования проводились с дубом красным (*Quercus rubra* L.). Жолуди замачивались в течение 24 часов в растворе гиббереллиновой кислоты (концентрация 100 мг/л), после чего высаживались в сосуды с песком. В контрольном варианте жолуди находились столько же времени в дистиллированной воде. Растения выращивались при искусственном освещении (лампы накаливания и люминесцентные) в лабораторных условиях с попеременным поливом раствором Гельригеля и водопроводной водой. После 40 дней, когда дубки достигли высоты около 25 см, было проведено определение оптических свойств листьев: поглощения, отражения и пропускания света по методике, описанной С. В. Тагеевой и А. Б. Брандтом (1959).[1]



Оптические свойства листьев дуба.

1 — контроль; *2* — растения, обработанные гиббереллиновой кислотой. *По оси абсцисс* — длина световых волн.

Результаты всех измерений представлены на рисунке. Эти данные показывают, что воздействие гиббереллиновой кислотой приводит к существенному изменению оптических свойств листьев дуба.

Сущность этих изменений сводится в целом к тому, что зеленые части растений подопытного варианта во всей исследованной спектральной области меньше поглощают света и больше его пропускают и отражают, чем растения, не обработанные гиббереллиновой кислотой. Изменение оптических свойств листьев в подопытном варианте по сравнению с контрольным не одинаково для отдельных участков спектра в пределах физиологической области радиации: оно минимально для сине-фиолетовой и красной областей спектра и максимально в желто-зеленых лучах.

Уменьшение поглощения света в сине-фиолетовой части спектра у подопытных растений по сравнению с контрольными может быть объяснено не только снижением содержания хлорофилла в листьях, но и уменьшением содержания каротиноидов (см. таблицу).

Содержание хлорофилла и каротиноидов в листьях дуба красного в мг/г на сырой вес и мг/100 см² площади листа

Пигменты	Контрольные растения		Подопытные растения	
	мг/г	мг/100 см²	мг/г	мг/100 см²
Хлорофилл	5.5	4.8	2.7	2.1
Каротиноиды . .	1.7	1.5	1.0	0.7

[1] Считаем своим приятным долгом выразить благодарность С. В. Тагеевой и А. Б. Брандту за практическую помощь при выполнении настоящей работы.

Наибольшие различия в поглощении (равно как и в отражении и пропускании) света наблюдаются в области 550 мμ. Как показали Эмерсон и Льюис (цит. по Рабиновичу, 1953), участие каротиноидов в поглощении света в данной области спектра крайне незначительно; очевидно, что основную роль в определении оптических свойств листьев будут здесь играть количественные показатели содержания хлорофилла. Поверхностная концентрация хлорофилла в листьях растений «гиббереллинового» варианта (2.1 мг/100 см²) лежит ниже того предела (3 мг/100 см²), когда поглощение света листом в области 550 мμ не зависит от количества этого пигмента (Шульгин, Клешнин, 1959).

Следует предположить также, что поглощение света в желто-зеленой области спектра будет зависеть и от концентрации непластидных пигментов, в частности цитохромов. В этом отношении особое внимание привлекают цитохром С (восстановленный), а также цитохромы f, b_3 и b. Как установлено (Джеймс, 1956; Olson, 1957), полосы поглощения этих пигментов находятся в области 550—565 мμ. В связи с изложенным можно ожидать, что гиббереллиновая кислота оказывает тормозящее действие на образование в растениях указанных соединений или влияет на их состояние. Кроме того, известную роль в определении оптических свойств листьев могут играть флавоны, полифенолы и антоцианы. По визуальным признакам, присутствие последних в листьях дуба в нашем опыте не установлено, хотя характер поглощения света в области 630 мμ скорее указывает на наличие антоциана.

Различия в поглощении света в области 670 мμ могут быть объяснены лишь разницей в концентрациях хлорофилла в листьях подопытных и контрольных растений.

Говоря об оптических свойствах растений в зависимости от концентрации пигментов, следует также подчеркнуть возможную (и, по-видимому, довольно большую) роль в поглощении света как величины и числа, так и локализации хлоропластов в клетке. Анатомическое исследование листьев дуба показало, что обработка растений гиббереллиновой кислотой приводит к уменьшению числа хлоропластов и увеличению их размеров. Эти два обстоятельства, а особенно первое из них, являются весьма существенным фактором для возникновения так называемого «эффекта проскока», при котором световой пучок при прохождении через клетку может не встретить на своем пути окрашенных частиц (Рабинович, 1953).

Изучение действия гиббереллиновой кислоты на фотосинтез показало, что интенсивность этого процесса не изменяется или изменяется лишь в очень незначительной степени под влиянием этого стимулятора (Haber, Tolbert, 1957), хотя содержание хлорофилла в листьях при этом снижается почти вдвое. Это обстоятельство может указывать на то, что в результате воздействия на растения гиббереллина у них повышается ассимиляционное число. Снижение поглощения света у описанных растений при неизменной, практически, энергии фотосинтеза может быть истолковано также, как возможное увеличение квантового выхода этого процесса под влиянием гиббереллиновой кислоты.

Литература

Джеймс В. (1956). Дыхание растений. Пер. с англ. — Рабинович Е. (1953). Фотосинтез, 2. Пер. с англ. — Тагеева С. В., А. Б. Брандт. (1959). Универсальная установка для определения оптических свойств растений. Биофиз., 4, 2. — Хотянович А. В., Н. А. Байдалина. (1959). Опыт воздействия гиббереллиновой кислотой на некоторые древесные породы. Лесн. хоз., 7. — Чайлахян М. Х. (1958). Влияние гиббереллинов на рост и развитие растений. Бот. журн., 7. — Шульгин И. А., А. Ф. Клешнин. (1959). О корреляции между оптическими свойствами и содержанием хлорофилла в листьях растений. ДАН СССР, 125, 6. — Haber A. H., N. E. Tolbert. (1957). Photosynthesis in gibberellin-treated leaves. Plant physiol., 32, 2. — Olson J. M. (1957). Oxidation of Cytochromes upon Near-Infrared Irradiation of Chromatium. Research in Photosynthesis. N. Y. — Ullman J., J. Krekule. (1958). Vliv kyseliny giberelove na obsah chlorofylli v plicnich rostlinach salatu. Československa biologia, 7, 2.

Всесоюзный
научно-исследовательский институт
защиты растений,
Ленинград.

(Получено 14 IX 1959).

А. А. Дорохов

О ПОБЕГООБРАЗОВАТЕЛЬНОЙ СПОСОБНОСТИ КОРНЕЙ БЕЛОКОЧАННОЙ КАПУСТЫ

С 2 рисунками

Феофраст в своем труде «Исследование о растениях» (Изд. АН СССР, 1951), касаясь вопроса о размножении капусты, писал: «Все овощи вырастают из семян, некоторые и от черенков, от молодых веточек и от корня: от черенков идет капуста, причем черенок следует брать с кусочком корня» (стр. 216). В примечании редакции к упомянутому изданию по этому поводу сказано: «Такой способ разведения капусты представляет для нас нечто совершенно неслыханное. Шпренгель думает, что Феофраст го-



Рис. 1. Кочерыги капусты с ростовыми побегами на корнях.

ворит о *Brassica oleracea viridis procerior*, растении многолетнем, которое разводится черенками» (стр. 471).

При изучении безрассадного способа выращивания капусты, мы столкнулись с интересным фактом, который говорит о способности белокочанной капусты к вегетативному размножению корневыми черенками.

В 1959 г., во время уборки маточников капусты, выращенных безрассадным способом, было обнаружено несколько растений, на корнях которых образовались ростовые побеги с этиолированными листьями. В некоторых случаях листья этих побегов были сложены в маленькие кочешки диаметром до 7—8 см (рис. 1). Такие новообразования были найдены на корнях девяти растений из двухсот, убранных с делянок грунтовой культуры. После отделения побегов вместе с частью корня (рис. 2) они продолжали развиваться как самостоятельные растения.

При уборке маточников на участках рассадной культуры было осмотрено 10 тысяч вырванных с корнем растений, но ни на одном из них не оказалось подземных побегов. Этот факт говорит о том, что способность к размножению капусты корневыми черенками проявляется только в определенных условиях — при безрассадной культуре. Растения, выращенные безрассадным способом, имеют мощную корневую систему стержневого типа с толстыми боковыми корнями первого порядка. У рассадных же растений центральный корень и корни первого порядка обрываются при пересадке, поэтому их корневая система становится мочковатой, без крупных боковых ответвлений.

Разница в строении и размерах корневой системы растений, выращенных в рассадной и в безрассадной культуре, является не только количественной, но и качественной. Одним из проявлений этого качественного различия, по-видимому, и является способность безрассадных растений образовывать ростовые побеги на корнях и раз-



Рис. 2. Ростовые побеги с отрезками корней.

множаться вегетативным способом. Возможно, что эта способность являлась характерной для растений капусты и была утрачена ими в результате многовековой культуры методом рассады.

Плодоовощной институт
им. И. В. Мичурина,
г. Мичуринск.

(Получено 4 III 1960).

А. А. Евлахова

ГРИБ *GYMNOASCUS REESSII* BAR. КАК ПАРАЗИТ ЯИЦ САРАНЧЕВЫХ

С 2 рисунками

Несколько лет назад в целях исследования яиц, отложенных в период эпизоотии, вызванной грибом *Empusa grylli* Fres., нами были предприняты весенние раскопки кубышек итальянской саранчи (Calliptamus italicus L.) в 8 км от села Водылуй-Исак Вулканештского района Молдавской ССР. Кубышки с яйцами были отложены на участке поля, занятом под обмолот зерна. В связи с этим центральная часть участка была покрыта значительным слоем (7—10 см) соломы, под которым находилась влажная уплотненная почва.

Данное место отличалось наибольшей численностью кубышек саранчи (в среднем 48 штук; максимальное количество — 160 штук на 1 кв. м). В этой влажной, слабо прогреваемой почве до 15 мая яйца не имели развитых зародышей.

При проведении раскопок производился учет пораженных кубышек в различных условиях зимовки. Под соломой мы обнаружили значительное количество (до 47%) кубышек с нежизнеспособными яйцами. При исследовании в одной части яиц были найдены паразитические нематоды, в другой нематод не было, но разрушение яиц вызывалось грибком. Именно эти яйца послужили объектом нашего исследования, результаты которого приводятся в настоящем сообщении.

Пораженные яйца были темными и хрупкими, а яйцевые оболочки пронизаны тонким членистым мицелием. На вогнутой поверхности подсохших яиц мы обнаружили скопления плодовых тел, имеющих вид мельчайших желто-бурых шариков (рис. 1). Такие же плодовые тела в небольшом количестве находились на поверхности почвы около пораженных кубышек.

Микроскопическое исследование показало, что плодовые тела гриба имеют правильную круглую форму, диаметр их — около 250—300 μ. Сеточка перидия состоит

из переплетающихся членистых, слабо окрашенных гиф, оканчивающихся острыми шипами 11—25 μ длины (рис. 2).

При надавливании на плодовые тела из них высыпаются одноклеточные, слабо окрашенные споры 3—4 μ в диаметре; сумки округлые, легко теряющие оболочку.

Гриб из кубышек итальянской саранчи был выделен в чистую культуру и при росте на сусло-агаре образовал такие же плодовые тела, какие были обнаружены на яйцах саранчи. Выделенный гриб был определен нами как *Gymnoascus reessii* Bar. (подкласс *Eu-Ascomycetes*, порядок *Plectoascales*, сем. *Gymnoascaceae*).

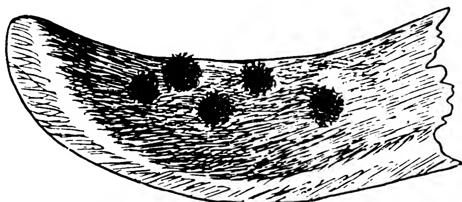


Рис. 1. Плодовые тела гриба *Gymnoascus reessii* Bar. на пораженном яйце итальянской саранчи. (Увел. 15)

Грибы этого рода являются сапрофитами, встречающимися на почве и различных растительных остатках, реже на телах насекомых и других животных субстратах. Указаний о нахождении гриба *G. reessii* на яйцах саранчевых в литературе нет. Следует отметить, что грибные паразиты яиц саранчевых вообще изучены крайне слабо.

Экспериментальное заражение яиц насекомых данным грибом нами не осуществлялось; однако представляется вполне вероятным, что в условиях высокой влажности и недостаточной аэрации, вызвавших задержку в развитии яиц, гриб *G. reessii* мог развиться на их живых тканях, что и привело яйца к гибели. Других причин гибели яиц нами не обнаружено.

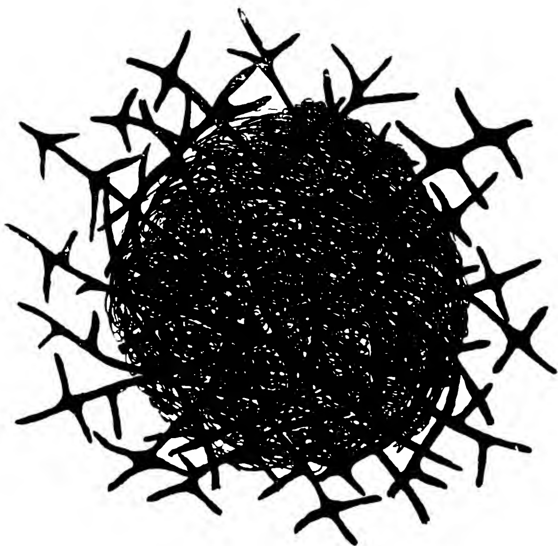


Рис. 2. Плодовые тела гриба *Gymnoascus reessii* Bar. (Увел. 360).

Всесоюзный институт
защиты растений,
Ленинград.

(Получено 23 XI 1959).

Р. Г. Минибаев

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СОРНО-ПОЛЕВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Выяснение фитоценотических закономерностей сорно-полевой растительности и обоснование дифференцированных мер борьбы с сорняками имеет особое значение в современных условиях, когда на XXI съезде КПСС была поставлена задача довести валовой сбор зерна к концу семилетки до 10—11 миллиардов пудов.

В работах А. Хребтова (1908), А. Я. Гордягина (1922), Л. Б. Колокольникова (1929, 1931), М. В. Маркова (1933), А. И. Мальцева (1934), Н. Ф. Комарова (1935), А. А. Гроссгейма (1948), В. П. Мосолова (1949), А. П. Петрова (1955) и других указывалось на зависимость сорно-полевой растительности от условий местообитания. Однако в названных трудах сорно-полевая растительность с фитоценотической и экологической сторон мало освещена и поэтому мы считаем полезным сообщить свои данные по указанному вопросу.

Статья написана на основании материалов, собранных в 1955—1958 гг. в Верхне-Услонском, Нурлатском, Камско-Устьинском и Высокогорском районах Татарии. С целью изучения фитоценотических закономерностей сорно-полевой растительности мы описали 3 эколого-топографических ряда и 208 пробных площадей. Наши данные (табл. 1) показывают, что наименьшее засорение наблюдается на светло-серых слабоподзолистых почвах в посевах озимой ржи и яровой пшеницы. Здесь преобладают малолетние сорняки, среди которых *Raphanus raphanistrum* L. и *Polygonum aviculare* L. имеют наибольшее обилие. Максимальная видовая насыщенность и засоренность наблюдается на пониженных элементах рельефа в посевах яровых культур, где находятся более влажные и плодородные почвы. На серых смытых почвах малолетние сорные травы имеют минимальное обилие, а многолетние сорняки, наоборот, представлены большим числом побегов. На участках, где посевы густые и культурные растения имеют большое (по весу) обилие, сорных трав мало и они сильно угнетены. В изреженных посевах обилие сорных растений возрастает.

Данные, представленные в табл. 2, показывают, что *Mulgedium tataricum* (L.) DC. приурочен к сухим коричнево-серым и к серым смытым почвам, причем, он наиболее обилен в посевах озимых культур. В посевах пропашных культур, где часто проводится междурядная обработка почвы, обилие его небольшое и он слабо развит. *Equisetum arvense* L. наибольшее обилие имеет в ложбинках, где развиты влажные темно-серые почвы. Этот вид вообще предпочитает пониженные элементы рельефа, где почвы обильно увлажнены. Максимальное обилие *Stachys palustris* L. наблюдается на делювиальном шлейфе с темно-серыми почвами и на слоисто-пойменных почвах. *Agropyron repens* (L.) P. B. встречается на различных экотопах, но наиболее обилен на луговых черноземах и слоисто-пойменных почвах. *Mentha arvensis* L. приурочена преимущественно к влажным тонкослоисто-пойменным почвам. Лучшее развитие ее наблюдается в посевах яровых культур. *Cirsium arvense* (L.) Scop. максимальное обилие имеет на коричнево-темно-серых почвах в посевах яровых культур. *Tussilago farfara* L. приурочена к темно-серым тяжелосуглинистым почвам, а *Rumex confertus* Willd. главным образом к слоисто-пойменным почвам. *Sonchus arvensis* L. обладает широкой экологической амплитудой. Но тем не менее наилучшее развитие и максимальное обилие его наблюдается на плодородных темно-серых намытых почвах в посевах яровых культур.

Итак, при одинаковой агротехнике каждый экотоп характеризуется определенным составом сорно-полевой растительности; причем, сходные условия местообитания засорены почти одними и теми же сорняками. Числовое и весовое обилие, высота, фенофазы и встречаемость сорных видов, произрастающих на сходных экотопах, почти одинаковы. Все это говорит о комплексности распределения сорно-полевой растительности.

На основании наших наблюдений и данных, сопоставления структурных признаков естественных ценозов и сорно-полевых группировок и исходя из представлений В. Н. Сукачева (1934), Н. С. Камышева (1939), А. Д. Фурсаева и С. С. Хохлова (1945), мы приходим к выводу, что сорно-полевые группировки являются фитоценозами особого рода, а именно агроценозами. Как таковые, сорно-полевые ценозы приурочены к определенным экотопам и обладают присущими им чертами ценотической структуры.

Агроценозы очень своеобразны. Здесь земледелец уничтожает одни виды (сорняки), а другие виды (культурные растения) улучшает, создает для них благоприятные вторичные условия местообитания. При этом упрощается структура ценоза, внутри него ослабляется межвидовая конкуренция, так как обработка почвы приводит к обеднению флористического состава. Сорно-полевые группировки в процессе развития общественного производства прошли особый путь формирования и в результате этого обработка почвы, связанная с устранением дернины, стала для них условием существования.

В агроценозах эдификаторами являются культурные растения и некоторые виды сорных трав. При этом в севообороте на определенном участке культурные эдификаторы часто меняются, а сорные эдификаторы относительно постоянны. Сорные травы имеют в почве много диаспор, которые являются потенциальными эдификаторами.

По нашим данным, сорно-полевая растительность, составляя агроценозы, распределяется по условиям местообитания комплексно, причем сорные комплексы как структурные звенья агроценоза приурочены к определенным экотопам.

Сорно-полевые комплексы в нашем понимании характеризуются определенным экотопом, ценотической структурой, флористическим составом, определенными количественными отношениями между видами.

ТАБЛИЦА 1

Засоренность различных экотопов

Посевы	Экотопы	Среднее число побегов культурного растения (на м²)	Среднее число побегов малолетних сорняков (на м²)	Среднее число побегов многолетних сорняков (на м²)	Масса культурных растений (с м² в г)	Масса сорных растений (с м² в г)	Видовая насыщенность
Озимая рожь	Водораздельное плато со светло-серыми слабоподзолистыми почвами.	280	40	10	700	100	21
	Ложбинка с темно-серыми слабоподзолистыми почвами.	128	28	104	328	350	22
	Покатый северо-восточный склон с серыми смытыми почвами.	310	2	155	200	650	14
	Средняя часть северо-восточного склона с серыми слабоподзолистыми почвами.	168	86	60	633	400	36
	Нижняя часть северо-восточного склона с темно-серыми почвами.	135	143	36	667	467	30
	Пойма со слоисто-пойменными почвами.	516	33	31	3200	150	19
	Понижение поймы с тонкослоисто-пойменными почвами.	204	160	165	233	2017	22
	Покатый южный склон с коричнево-серыми почвами.	245	34	74	300	850	24
Яровая пшеница	Водораздельное плато со светло-серыми слабоподзолистыми почвами.	286	25	10	250	200	14
	Ложбинка с темно-серыми слабоподзолистыми почвами.	170	64	107	400	1150	21
	Покатый северо-восточный склон с серыми смытыми почвами.	132	8	53	200	550	14
	Средняя часть северо-восточного склона с серыми слабоподзолистыми почвами.	272	20	82	300	425	17
	Нижняя часть северо-восточного склона с темно-серыми почвами.	217	56	65	300	825	20
	Пойма со слоисто-пойменными почвами.	528	50	185	550	950	25
	Покатый южный склон с коричнево-серыми почвами.	238	19	66	300	600	20

С учетом доминантов и субдоминантов, характера эдификаторов, ценотической структуры, флористического состава и экотопов в районе исследования нами выделены следующие сорно-полевые комплексы:

1. Разнотравно-мульгедиевый на покатых и крутых южных и юго-восточных склонах с уплотненными коричнево-серыми почвами, где pH (солевой) горизонта A (пахотный) равен 6.40; сумма по лощенных оснований составляет 26.50 м/экв.; P_2O_5 подвижный — 9.82 мг на 100 г почвы, гумуса 2.17%.

2. Болотночистецово-мать- и -мачеховый комплекс приурочен к темно-серым тяжелосуглинистым почвам на пермских глинах.

3. Пырее-коневнико-хвощевый комплекс развит на пониженных участках поймы со слоисто-пойменными почвами, где pH (солевой) первого слоя почвы равен 7.90; сумма поглощенных оснований 32.60 м/экв.; P_2O_5 — 8.70 мг на 100 г почвы, гумуса 2.96%.

4. Болотночистецово-хвощевый комплекс приурочен к ложбинкам и делювиальным шлейфам с серыми намытыми почвами.

5. Желтоосото-хвощевый комплекс развит на пониженных элементах рельефа с серыми слабоподзолистыми почвами, где горизонт A (пахотный) имеет pH 6.40, сумма поглощенных оснований равна 25.21 м/экв.; P_2O_5 подвижный — 15.00 мг на 100 г почвы, гумуса 2.93%.

ТАБЛИЦА 2

Числовое обилие доминирующих сорных видов на различных экотопах

Экотопы	Количество описаний	*Mulgedium tataricum* (L.) DC.			*Equisetum arvense* L.			*Stachys palustris* L.			*Agropyron repens* (L.) P. B			*Mentha arvensis* L.		*Cirsium arvense* (L.) Scop.			*Tussilago farfara* L.	*Sonchus arvensis* L.			*Rumex confertus* Willd.	
		1'	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	1	2	3	1	1	2	3	1	2
Водораздельное плато со светло-серыми среднеподзолистыми почвами.	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2	1	0	8	21	3	0	0
Покатые северо-восточные и западные склоны с серыми смытыми почвами.	3	37	40	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	6	0	52	18	0	0	0
Средняя часть северо-восточных склонов с серыми слабоподзолистыми почвами.	15	0	0	0	0	0	0	0	0	4	9	16	3	0	0	1	9	12	0	17	13	8	0	0
Нижняя часть северо-восточных склонов с темно-серыми почвами.	10	0	0	0	2	0	0	2	3	7	7	24	5	0	0	3	0	2	0	66	31	7	0	0
Делювиальные шлейфы с темно-серыми намытыми почвами.	7	0	0	0	14	33	8	11	7	4	3	0	0	0	0	2	4	2	0	64	19	10	0	0
Пойма со слоисто-пойменными почвами.	11	0	0	0	3	5	3	4	12	31	24	51	28	7	4	12	5	7	0	18	13	27	4	9
Понижение поймы с тонкослоисто-пойменными почвами.	3	0	0	0	17	36	10	5	6	3	11	18	7	109	44	0	0	0	0	21	14	6	11	8
Терраса реки Сулицы с луговыми черноземами.	16	0	0	2	0	0	2	0	0	8	59	39	41	0	0	9	7	18	0	55	8	3	0	0
Ложбинка с темно-серыми слабоподзолистыми почвами.	16	0	0	0	42	43	29	1	7	7	0	9	0	0	0	2	0	4	0	39	23	16	2	0
Делювиальный шлейф с темно-серыми почвами на пермских глинах.	3	0	0	0	8	4	13	12	6	4	0	0	0	0	0	0	0	0	50	16	11	14	0	0
Покатый южный склон с коричнево-темно-серыми почвами.	6	0	3	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	29	15	23	0	14	4	0	0	0
Покатый и крутой южный склоны с коричнево-серыми почвами.	15	57	60	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	10	11	0	3	6	3	0	0
Ровное водораздельное плато с серыми слабоподзолистыми почвами.	7	0	0	0	0	0	0	7	10	13	0	0	0	0	0	0	4	7	0	11	6	13	0	0

Примечание. *1* — посевы яровых; *2* — посевы озимых; *3* — посевы пропашных культур.

6. Хвощево-желтоосотовый комплекс — на хорошо увлажненных темно-серых слабоподзолистых почвах с высоким содержанием подвижного P_2O_5. В горизонте А (пахотный) этой почвы pH (солевой) равен 6.24; сумма поглощенных оснований — 18.00 м/экв.; P_2O_5 подвижный — 31.29 мг на 100 г почвы.

7. Коневнико-желтоосотовый комплекс — на погребенных серых почвах, где pH (солевой) равен 6.35; сумма поглощенных оснований — 24.64 м/экв.; P_2O_5 подвижный — 10.00 мг на 100 г почвы, гумуса 3.54%.

8. Желтоосото-болотночистецовый комплекс развит на ровном водораздельном плато с серыми слабоподзолистыми почвами, где А (пахотный) имеет pH (солевой) 6.05; сумма поглощенных оснований — 12.58 м/экв.; подвижного P_2O_5 2.50 мг на 100 г почвы, гумуса 2.82%.

9. Разнотравно-пырейный комплекс приурочен к луговым черноземам и слоистопойменным почвам.

10. Разнотравно-мятовый комплекс развит на тонкослоисто-пойменных почвах в условиях обильного увлажнения.

11. Разнотравно-вьюнковый комплекс — на дерново-карбонатных почвах, где А (пахотный) имеет сумму поглощенных оснований 24.96 м/экв.; P_2O_5 подвижный — 9.50 мг на 100 г почвы, гумуса 2.80%.

12. Желтоосото-бодяковый комплекс развит на коричнево-темно-серых почвах, приуроченных к покатым южным склонам.

Выяснение приуроченности сорно-полевых комплексов к экотопам дает возможность дифференцировать меры борьбы с сорняками, учитывая особенности каждого комплекса.

Участки, засоренные разнотравно-мульгедиевым, желтоосото-бодяковым и разнотравно-вьюнковым комплексами, где доминируют сорные виды с глубоко идущей корневой системой, следует отводить под черный пар и осуществлять там частую глубокую вспашку. На этих участках в процессе зяблевой обработки почвы необходимо производить глубокое лущение и глубокую отвальную или безотвальную вспашку, а при предпосевной обработке почвы (особенно если почва осела) необходима перепашка зяби. При этом, если поле осенью было вспахано безотвальным методом, то перепашку зяби следует проводить отвальным способом, чтобы запахать семена сорняков в глубокие слои почвы. Тогда многие сорные растения не взойдут и поле не засорится. Если же осенью проведена отвальная вспашка, то, во избежание возвращения семян сорняков в верхние слои почвы, необходимо весеннюю вспашку осуществлять безотвальным способом.

Поля, засоренные желтоосото-болотночистецовым, разнотравно-пырейным и разнотравно-мятовым комплексами, где преобладают сорные травы с неглубоким расположением диаспор, следует обрабатывать часто и на небольшую глубину, т. е. надо проводить культивацию, дискование, боронование и лущение на глубину 10—12 см. На этих полях, не исключая глубокую зяблевую вспашку, при предпосевной обработке почвы необходимо производить несколько раз мелкую обработку почвы без перепашки зяби.

На участках, где развиты болотночистецово-мать-и-мачеховый, пырее-коневнико-хвощевый, болотночистецово-хвощевый и хвощево-желтоосотовый комплексы, необходимо осушить слишком влажные почвы путем дренажа и внести известь для нейтрализации кислой среды почвы.

Литература

Гордягин А. Я. (1922). Растительность Татарской республики. В кн.: Географическое описание Татарской республики, ч. 1. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. — Камышев Н. С. (1939). Пашенные сочетания как фитоценозы. Тр. Воронежск. гос. унив., бот. отдел, XI, 2. — Колокольников Л. Б. (1929). О ярусности сорно-полевой растительности. Изв. главн. бот. сада, 28. — Колокольников Л. Б. (1931). Очерк сорно-полевой растительности Вятского края. Тр. по прикл. бот., 25, 4. — Комаров Н. Ф. (1935). Культурные посевы как предмет геоботанических исследований. Тр. Воронежск. гос унив., бот. отдел, 7. — Мальцев А. И. (1934). Сорные растения СССР, I. — Марков М. В. (1933). Сорная растительность полей Татарской республики и смежных областей. Изв. Казанск. с.-х. инст., 2, 28. — Мосолов В. П. (1949). Рельеф местности и вопросы земледелия. — Петров А. П. (1955). Какие природные факторы должны служить основанием для дифференцирования агротехнических приемов. Почвовед., 3. — Сукачев В. Н. (1934). Выступление на дискуссии: «Что такое фитоценоз». Сов. бот., 5. — Фурсаев А. Д. и С. С. Хохлов. (1945). Агрофитоценозы. — Хребтов А. (1908). Примеры плодовитости и распространения сорных растений в Прибалтийском крае. Тр. бюро по прикл. бот., 11—12.

Казанский государственный
педагогический институт.

(Получено 22 V 1959).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

P. S. Martin and B. E. Harrell. The pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. Ecology. Vol. 38, № 3, July, 1957. **П. С. Мартин и Б. Е. Хэррилл.** История биокомплексов умеренных широт в плейстоценовое время в Мексике и восточных штатах Северной Америки. 1957.

Работа П. С. Мартина и Б. Е. Хэррилла посвящена истории развития тепло-умеренной флоры и фауны Мексики и восточных штатов Северной Америки.

Особый интерес эта статья представляет в связи с тем, что в ней проводится параллель между данными по распространению основных теплолюбивых древесных пород и наземных животных — млекопитающих, птиц, рептилий и амфибий.

Одной из интереснейших проблем биогеографии плейстоценового времени, как указывают авторы статьи, является судьба тепло-умеренной флоры и фауны восточной части Северной Америки во время ледникового максимума.

Замечено, что флора горной Мексики имеет существенное сходство с флорой востока Соединенных Штатов Северной Америки. Существуют две точки зрения, объясняющие это сходство. Согласно одной из них, горы восточной Мексики стали убежищем для отступающих умеренных лесов во время ледникового максимума, связанного с похолоданием климата. Согласно другой теории, умеренные элементы флоры и фауны достигли Мексики в среднем кайнозое и были изолированы там в плиоценовое время благодаря аридизации областей, расположенных севернее рефугиума.

При сравнении фаунистических данных с флористическими оказалось, что восточный северо-американский элемент во влаголюбивой горной фауне Мексики встречается значительно реже, чем тот же элемент в соответствующей флоре. Известно, что из 775 видов позвоночных животных, населяющих умеренные леса Мексики и севера Центральной Америки, только 5 встречаются на востоке Соединенных Штатов Северной Америки. Это доказывает, что пересечь аридный техасский барьер могло лишь незначительное число видов, распространенных в умеренных лесах Мексики и севера Центральной Америки.

Надежным подтверждением доплейстоценового (среднекайнозойского) проникновения умеренно теплолюбивых животных в Центральную Америку является распространение безлегочных саламандр (сем. Plethodontidae). По-видимому, проникновение это происходило не позднее, чем появление аркто-третичной флоры и образование отдельных популяций *Liquidambar styraciflua*, *Acer scutchii*, *Carpinus caroliniana*, *Magnolia* sp. и других пород в восточных штатах Северной Америки и в Центральной Америке.

Климатические условия в плейстоцене указывают на постоянное присутствие аридного барьера, отделяющего восточную часть лесов Северной Америки от горных мексиканских лесов.

На основании вышеизложенного авторы приходят к выводу, что точка зрения, согласно которой проникновение восточного умеренного (аркто-третичного) элемента во флору и фауну Мексиканских гор происходило исключительно в плейстоценовое время, является спорной. Представление о наличии более ранней (доплиоценовой) связи между умеренно теплыми лесами Мексики и Центральной Америки, с одной стороны, и восточными штатами Северной Америки, с другой, больше соответствует фактам.

Реферируемая статья снабжена восемью картами ареалов представителей тепло-умеренной флоры (*Pinus strobus*, *Liquidambar styraciflua*, *Carpinus caroliniana*, *Fagus grandifolia* и *Epifagus virginiana*, *Acer saccharum* s. lat., *Nyssa sylvatica*, *Taxus globosa* и *T. floridana*, *Illicium floridanum* и *I. mexicanum*), а также пятью картами ареалов

видов тепло-умеренной фауны (Storeria occipitomaculata, Glaucomys volans, Strix varia, Pitymys pinetorum, P. parvulus и P. quasiator, Sistrurus). Кроме того, имеется карта распространения листопадных лесов и карта ареалов различных родов саламандр (сем. Plethodontidae).

В списке литературы, приводимом авторами, цитируется 45 работ.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

О. А. Захарова.

(Получено 20 IV 1960).

И. Т. Васильченко. Всходы деревьев и кустарников. (Определитель). Изд. Акад. наук СССР, М.-Л., 1960, стр. 1—302.

С 4 рисунками

Вышел вторым изданием «Определитель всходов деревьев и кустарников» И. Т. Васильченко — результат многолетней работы автора. В менее полном виде этот труд был напечатан 10 лет назад (Васильченко, 1950). Хотя текст, по сравнению с первым изданием, оставлен почти без изменения, новое издание значительно полнее за счет включения описаний всходов новых растений. «Определитель» содержит ключи для определения и характеристику всходов около 700 видов и 270 родов деревьев и кустарников (принадлежащих к 73 семействам), произрастающих в лесах СССР и интродуцированных из других географических районов. В связи с включением новых семейств, родов и видов, были заново пересоставлены многие определительные ключи, в особенности по семействам с большим количеством видов (розоцветные, бобовые и некоторые другие).

Нельзя не приветствовать появления этого солидного труда, написанного крупным специалистом и знатоком всходов растений. Он весьма нужен работникам лесного и сельского хозяйства — лесоводам, лесомелиораторам, озеленителям, интродукторам растений, агрономам, геоботаникам, преподавателям и учащейся молодежи лесных и сельскохозяйственных учебных заведений. Аналогичной работы, включающей описания всходов такого большого количества видов деревьев и кустарников, мы до настоящего времени не имели. Значение «Определителя» И. Т. Васильченко углубляется тем, что всходы большинства видов выращены самим автором; это позволило ему критически подойти к имеющимся в литературе описаниям и уточнить их. Большинство описаний являются оригинальными, а всходы многих отечественных видов описаны Васильченко впервые. Достоинством рецензируемого труда, облегчающим определение видов, нужно считать наличие значительного количества оригинальных изображений всходов. В «Определителе» имеется 48 таблиц рисунков, причем почти на каждой из них изображены всходы от четырех до шести видов. Качество этих рисунков значительно выше, чем в лучших старых работах, посвященных всходам. Так, в работе Хикеля (Hickel, 1911, 1914) у всходов изображена преимущественно надземная часть, в «Определителе» же Васильченко на всех новых рисунках всходы представлены полностью, с надземной и подземной частями (с корневой системой).

В вводной части И. Т. Васильченко указывает, что «несмотря на все принятые меры, в руководстве, несомненно, обнаружится ряд неточностей и, возможно, даже ошибок», и просит всех лиц, пользующихся его книгой, сообщить ему о замеченных неточностях и недостатках. Идя навстречу этому пожеланию автора, сделаем следующие замечания, основываясь на опыте выращивания растений в Ботаническом саду Московского государственного университета (МГУ).

1) В новом издании «Определителя» правильно указано, что у лещин имеет место подземное прорастание всходов. В первом издании И. Т. Васильченко писал, что указания о подземном прорастании всходов лещин нуждаются в проверке. В Ботаническом саду МГУ выращивались многие виды лещин, в частности *Corylus avellana* L., *C. heterophylla* Fisch., *C. manshurica* Max., *C. maxima* Mill., *C. maxima* var. *purpurea* (Loud.) Rehd., *C. chinensis* Franch., *C. cornuta* Marsh., *C. americana* Marsh., *C. pontica* C. Koch, *C. sieboldiana* Blume. Все они прорастают подземно. Имеющиеся указания о надземном прорастании лещин (Флора СССР, т. 5) нужно считать ошибочными.

2) При описании всходов семейства Ивовых (*Salicaceae*), в частности осины, почему-то не использованы данные отечественных лесоводов об особенностях прорастания ее семян — об образовании на конце подсемядольного колена бахромки из волосков и только затем корня. На основании тщательно проведенных работ Г. Ф. Морозов (1931 : 176) указывал, что «семя осины, имея малое количество запасных веществ, тем самым ставит развитие всходов в невыгодные условия, но до развития собственно корня на так называемой шейке вырастает особая бахрома из клеток кожицы, которая,

заменяя корневую систему, дает возможность развиться и укрепиться всходу». Здесь же он указал на неправильное представление немецких лесоводов о продолжительности сохранения всхожести семенами осины и на правильный взгляд известного русского лесного деятеля Фокеля (1766). В последнее время подробно описаны начальне фазы прорастания некоторых видов ив и тополей Ф. М. Никишиным (1958), подтвердившим на более обширном материале данные Морозова и Фокеля. Начальные фазы прорастания семян ив, чозении и тополей показаны на рис. 1.

3) Отмечено, что для некоторых видов дубов, прорастающих подземно, характерно срастание черешков семядолей на большем или меньшем протяжении. Но в «Определителе» при описании всходов 15 видов дубов нигде не указано, у каких же из них срастаются черешки семядолей.

4) При характеристике семейства Лютиковых (*Ranunculaceae*) добавлено описание пиона древовидного (*Paeonia arborea* Donn) по данным Хикеля. Указано, что семядоли

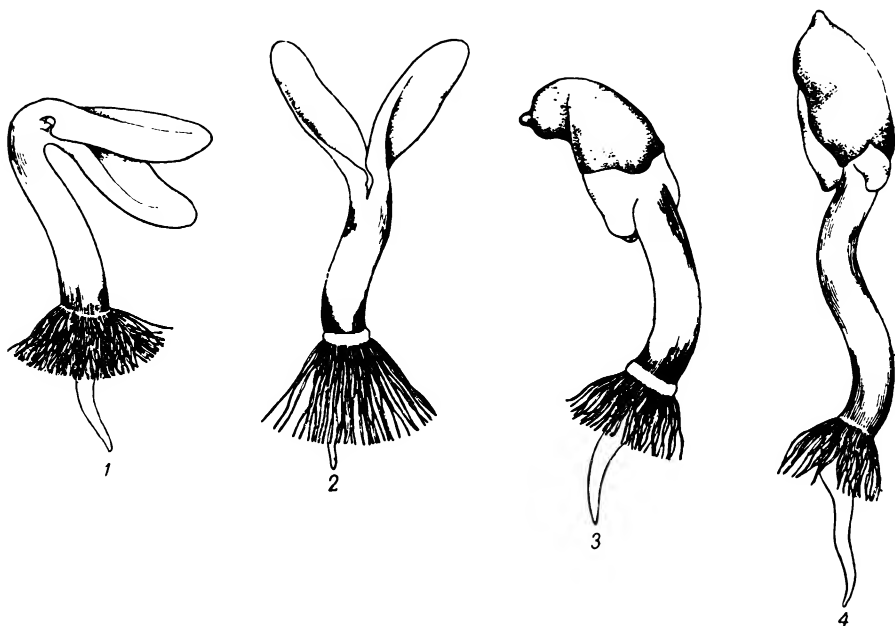


Рис. 1. Начальные фазы прорастания семян.

1 — *Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom. — чозении крупночешуйчатой; *2* — *Salix pentandra* L. — ивы пятитычинковой; *3* — *Populus balsamifera* L. — тополя бальзамического; *4* — *Populus moskoviensis* Schroeder — тополя московского.

при прорастании остаются в земле и на поверхность почвы не выходят (стр. 102). Считаем нужным указать, что почти все виды пионов прорастают подземно, но среди них есть и прорастающие надземно. Типичным видом такого рода является пион тонколистный (степной) — *P. tenuifolia* L. В наших посевах всходы пиона древовидного также имели надземные семядоли. Семена этого образца под названием *P. arborea* Donn были получены в середине мая 1959 г. из Ташкентского ботанического сада и высеяны 15 июня того же года. Всходы появились 3 мая 1960 г. Для более точного выяснения способа прорастания семена этого вида, происходящие из разных мест, в 1960 г. были высеяны вновь.

5) У розовика кериевидного (*Rhodotypus kerrioides* Sieb. et Zucc.), по мнению И. Т. Васильченко, прорастание полунадземное. Всходы были выращены из семян, полученных из Киева. В Ботаническом саду МГУ растения этого вида выращивались из семян многих образцов. В грунтовых посевах для него в с е г д а было характерно надземное прорастание (рис. 2). Возможно, что при оранжерейном прорастании получились несколько недоразвитые всходы, не выносящие семядоли на поверхность почвы. Семена розовика для нормального развития всходов нуждаются в стратификации в условиях пониженной температуры.

6) Несомненно ошибочно указание И. Т. Васильченко о подземном прорастании вишни кустарниковой (*Cerasus fruticosa* [Pall.] G. Woron.). В посевах Ботанического сада МГУ из семян разных образцов, а также в естественных условиях Подмосковья, вишня кустарниковая (степная) прорастала надземно (рис. 3) (см. статью Ю. Е. Алек-

сеева, 1959). Всходы растений этого вида были выращены Васильченко из семян, собранных В. А. Траншелем, место сбора осталось неустановленным.

7) В первом и во втором изданиях, придерживаясь более старых указаний (Baenitz), И. Т. Васильченко отождествляет черемухи виргинскую и позднюю, считая *Prunus serotina* Ehrh. синонимом *Padus virginiana* (L.) Mill. В действительности же это два самостоятельных вида, хорошо различимых не только по морфологическим признакам, но и по способу прорастания. Черемуха виргинская прорастает надземно, а черемуха поздняя подземно (рис. 4).

8) По И. Т. Васильченко, караганы (*Caragana*) прорастают надземно, в том числе карагана-кустарник — дереза (*Caragana frutex* [L.] C. Koch). Всходы последнего вида И. Т. Васильченко вырастил из семян, полученных в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. В чем дело — трудно сказать, но в наших посевах и самосеве всходы дерезы прорастали полунадземно, хотя многие другие виды караганы имели надземное прорастание.

При пользовании «Определителем» И. Т. Васильченко необходимо иметь в виду, что он выращивал всходы в оранжерее-лаборатории. В этих условиях признаки всходов могли значительно отличаться от их признаков на грядках (в частности, высота и диаметр подсемядольного колена, консистенция семядолей и листьев, даже опушение их). Также было бы лучше, если бы всходы растений отечественных видов выращивались из семян, полученных с их родины (с территории их ареала), а не из ботанических садов, как это и было сделано в отношении среднеазиатских растений.

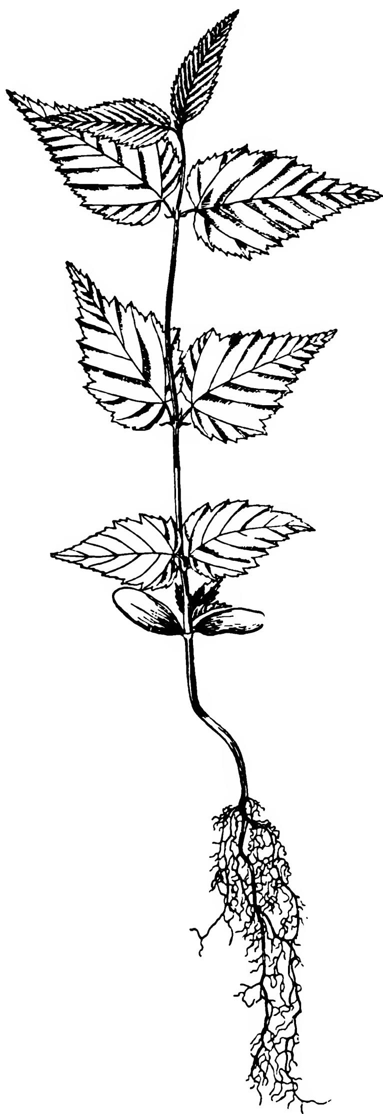


Рис. 2. Проросток *Rhodotypus kerrioides* Sieb. et Zucc. — розовика керневидного.

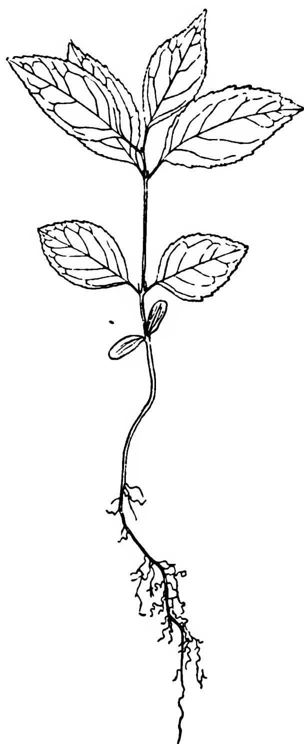


Рис. 3. Проросток *Cerasus fruticosa* (Pall.) G. Woron. — вишни кустарниковой.

9) Недостатком книги является также и то, что ассортимент описанных в ней видов носит порой несколько случайный характер Так, из 9 видов дальневосточных

кленов в ключах имеется лишь один — *Acer ginnala* Maxim., семейство *Actinidiaceae* представлено лишь видом *Actinidia kolomikta* Maxim., из 8 видов лиственниц, растущих в СССР, в «Определителе» описаны всходы только двух видов и т. д. Несколько полнее представлена среднеазиатская дендрофлора. Неудовлетворительно также отражена в книге обширная группа иноземных деревьев и кустарников, интродуцированных в СССР. Этого замечания можно было бы и не делать, если бы книга была просто сводкой собранных автором материалов. Поскольку, однако, она представляет собой пособие для определения, необходимо отметить, что она в этом отношении не сможет удовлетворить ни геоботаника, имеющего дело со всей флорой, ни интродуктора, который будет тщетно искать в ней большинство выращенных им видов. Это обстоятельство снижает ценность книги в качестве пособия для определения. Вероятно, было бы рациональнее ограничиться какими-либо географическими или систематическими рамками, но зато более полно представить соответствующую флору или наиболее важные систематические единицы.

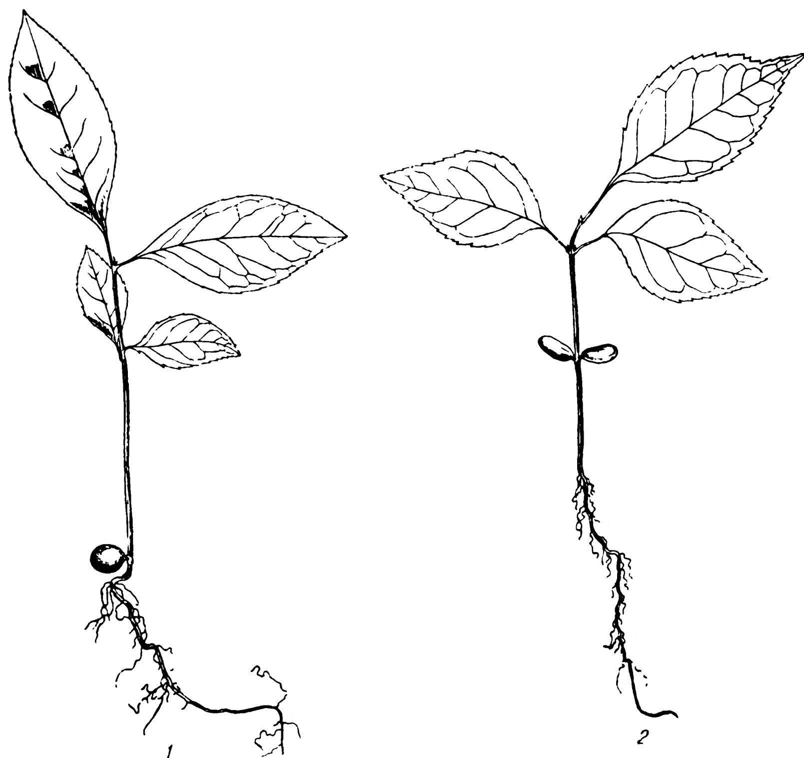


Рис. 4. Проростки.

1 — *Prunus serotina* Ehrh. — черемухи поздней; *2* — *Padus virginiana* (L.) Mill. — черемухи виргинской.

10) Последнее замечание касается формата книги. Книга очень громоздкая и неудобна для использования в полевых условиях. Гораздо лучше было бы уменьшить ее размер вдвое, чтобы ее можно было вложить в полевую сумку или даже в боковой карман.

Эти замечания не умаляют значения большого и нужного труда И. Т. Васильченко, а сделаны только с целью уточнения некоторых описаний и исправления их в последующем издании.

Литература

Алексеев Ю. Е. (1959). О морфологии прорастания некоторых видов рода *Cerasus*. Научн. докл. Высш. школы, сер. биолог. наук, 4. — Васильченко И. Т. (1950). Всходы деревьев и кустарников СССР. Тр. БИН АН СССР, сер. I, 9. — Морозов Г. Ф. (1931). Учение о лесе. — Никишин Ф. М. (1958).

Биологические особенности семян и вегетативное размножение *Salicaceae* умеренной зоны. Бот. журн. 10. — Фокель. (1766). Описание естественного состояния растущих в северных российских странах лесов. — Hickel R. 1911, 1914). Graines et plantules des Arbres et arbustes. Versailles, I, II.

Т. Т. Трофимов и *К. В. Киселева.*

Ботанический сад
Московского государственного
университета им. М. В. Ломоносова.

(Получено 17 VIII 1960).

Ulrich Schweinfurth. Die horizontale und verticale Verbreitung der Vegetation im Himalaya. Bonner Geographische Abhandlungen (Herausgegebeben vom Geogr. Inst. der Universitët Bonn durch C. Troll und F. Bartz) 1957, Heft 20:1—372,, mit Vegetationskarte (1 : 2 000 000) auf 2 Blättern. (**Ульрих Швейнфурт.** Горизонтальное и вертикальное распространение растительности в Гималаях. 1957).

Гималаи, эта величайшая горная страна и одна из богатейших по своей растительности областей, до сих пор не имела общего, достаточно подробного очерка растительного покрова. Эту трудную задачу, ограничив ее обзором горизонтального и вертикального распространения растительности, взял на себя и успешно выполнил активный боннский фитогеограф, ученик Карла Тролля, Ульрих Швейнфурт. Швейнфурт побывал в ряде стран (Новая Зеландия, Тасмания, остров Стюарта, Цейлон) с целью их ботанико-географического исследования. При этом Новой Зеландии он посвятил 19 месяцев напряженной полевой работы и ныне готовит к печати обширный труд о растительности этой замечательной страны (как он сообщил в письме автору этих строк). Что же касается Гималаев, то описание растительности этой области Швейнфурт составил по литературным и другим материалам, но не смог еще там побывать. Тем не менее, как писал он нам недавно, он мысленно «жил» в Гималаях, — настолько хорошо им были изучены все источники, послужившие для создания монументального труда о растительном покрове этой области.

О тщательности и добросовестности сводки Швейнфурта можно судить по приложенным к его работе великолепным картам растительности Гималаев. Эти карты составлены без малейших попыток сколько-нибудь рискованной интерполяции имеющихся данных. Там, где фактов не доставало, Швейнфурт оставлял на карте пробелы. Этих пробелов оказалось довольно много, но общая картина распределения растительности от этого не только не страдает, а наоборот, приобретает характер большой достоверности.

Первая часть книги Швейнфурта посвящена изложению основных принципов и методике работы, а также региональному анализу распространения растительности по следующим районам: 1) наружному северо-западному; 2) северо-западному, 3) сквозной долине р. Сатледж, 4) западу Центральных Гималаев, 5) Непальским Центральным Гималаям, 6) востоку Центральных (Сиккимских) Гималаев, 7) Кхумбу, Бутану и восточным долинам истоков Манаса, 8) Ассамским Гималаям, 9) сквозной долине Цангпо-Диханг-Брахмапутра, 10) предгорьям Мишми и Цайпул, 11) северной Бирме, 12) меридиональным хребтам и долинам между 27°30′ и 30° с. ш.

В описаниях каждого из этих районов охарактеризованы рельеф и климат, степень ботанико-географической изученности, общий вид растительности, деятельность человека и вообще географическая среда. Таким образом, труд Швейнфурта в такой же степени ботаническая работа, как и общегеографическая. Отмеченные выше крупные географические районы Гималаев, как правило, подразделены на ряд более мелких.

Все эти описания составлены очень лаконично, но чрезвычайно сильно насыщены различными сведениями и бесчисленными ссылками на литературу. Текст от этого кажется несколько «сухим», но зато книга Швейнфурта является хорошим справочником, доведенным до исключительной точности в отношении тех или иных указаний. В книге почти не упоминаются географические или ботанические факты, которые не подтверждались бы литературной цитатой или не имели бы других свидетельств их точности.

Вторую часть книги Швейнфурта составляет описание типов растительности. Каждый тип растительного покрова (в объеме основных формаций) описывается по следующему строго стандартизированному плану: номенклатура и синонимия названий сообществ, общая характеристика, флористический состав, географическое распределение и высотные пределы, климат, почва, эдафические и топографические условия, сорные растения, влияние человека и животных и пр.

Швейнфурт различает в Гималаях следующие основные формации растительности: 1) субтропические пустынно-степи, 2) субтропические степи из колючих кустарников, 3) субтропические вечнозеленые жестколистные леса, 4) кустарники кашмирского

типа (подобие «шибляка»), 5) полынные степи, 6) «степной лес» из *Juniperus*, 7) «степной лес» из *Quercus ilex*, 8) «степной лес» из *Pinus gerardiana*, 9) «степной лес» из видов *Quercus*, близких к *Q. ilex*, 10) «степной лес» из *Pinus tabuliformis* и *P. armandii*, 11) «степной лес» из *Pinus khasya*, 12) лес из *Pinus roxburghii*, 13) лес из *Cedrus deodara*, 14) лиственно-хвойный смешанный лес внутренних долин Ассама, 15) такой же лес юго-восточного Тибета, 16) умеренный дубовый и хвойный смешанный лес, 17) умеренный хвойный лес Западных Гималаев, 18) тропический сухой зимне-листопадный лес, 19) тропический сухой зимне-листопадный лес на Салуэне, 20) тропический вечнозеленый дождевой лес, 21) тропический вечнозеленый горный лес, 22) тропический вечнозеленый высокогорный лес нижней ступени («лес туманов»), 23) такой же лес верхней ступени (рододендровый), 24) тропический хвойный лес континентальных внутренних долин Восточных Гималаев, 25) субальпийский лес из *Betula utilis*, 26) субальпийский лес из *Rhododendron*, 27) влажные альпийские кустарники и ковры, 28) альпийские степи, 29) растительность сухих ступеней различных долин в Бутане и Непале.

В краткой рецензии нет возможности дать какую-либо оценку всех этих выделяемых Швейнфуртом типов растительного покрова Гималаев. Пока обратим лишь внимание на тропические типы растительности, довольно хорошо знакомые нам по работе в соседних с Гималаями частях Китая — горах провинции Юньнань.

Нам представляется очень интересным и правильным принцип классификации растительных сообществ тропиков, примененный Швейнфуртом. Если исходить из предположения о генетическом единстве, общности исторического развития растительных поясов и формаций в области Гималаев, то классификация, даваемая Швейнфуртом, кажется особенно убедительной. Швейнфурт называет тропическим весь ряд поясных формаций, начиная от тропического вечнозеленого дождевого леса, развитого в Восточных Гималаях у подножия гор, вплоть до пояса, где в лесах встречаются хвойные деревья. При таком подходе к классификации тропической растительности наглядно выступает процесс вычленения из тропического вечнозеленого леса, по мере поднятия по горному профилю, сперва тропического вечнозеленого горного леса, затем более низкорослых «лесов туманов» (две ступени) и, наконец, тропического леса с хвойными и рододендронами. Воспользовавшись классификацией тропических типов гималайской растительности, которую устанавливает Швейнфурт, можно полностью проследить постепенный переход от чисто тропических сообществ к сообществам уже умеренного пояса. При дальнейшем детальном анализе этого ряда сообществ можно обнаружить в развитии гималайской лесной горной растительности два противоположных и в то же время связанных между собою процесса: процесс переработки тропической флоры в умеренную по мере поднятия местности и процесс вытеснения тропических элементов умеренными. Это вытеснение, видимо, происходит преимущественно не за счет проникновения умеренных элементов извне, а благодаря видообразованию in situ и последующему распространению новых видов из гималайского участка в периферические районы.

Принцип классификации растительности, примененный Швейнфуртом, комплексный, т. е. не только экологический, но и флористический, или скорее ботанико-географический. Конечно, это не исключает в других случаях и чисто экологического или фитоценологического подхода, при котором тропическими лесами в растительном покрове Гималаев могут быть названы лишь вечнозеленый дождевой лес, расположенный над ним вечнозеленый горный лес, а также сухие полулистопадные и листопадные леса нижнего пояса. «Лес туманов», рододендровый лес и рододендрово-хвойный лес Гималаев, с этой более узкой точки зрения, должны быть отнесены к «умеренным» типам растительности.

Конкретные характеристики тропических типов растительности Гималаев, приведенные у Швейнфурта, несмотря на их неизбежную суммарность, исключительно удачны; это следует особенно подчеркнуть, зная, что он составил их по литературным данным. Мы имеем возможность подтвердить правильность этих характеристик тем, что в соседних с Гималаями районах китайской провинции Юньнань, где нам удалось достаточно подробно ознакомиться с растительностью, «гималайские» типы тропических лесов хорошо выражены и вполне подходят под описания, составленные Швейнфуртом (в применении к Восточным Гималаям и Северной Бирме).

Можно отметить, что тропический вечнозеленый дождевой лес (в смысле Швейнфурта) следовало бы разбить на две высотные ступени. Для первой из этих ступеней, по-видимому, более характерны представители семейства *Dipterocarpaceae*, для второй — представители *Meliaceae* и *Lauraceae*. О реальном существовании этих разновидностей тропического вечнозеленого леса в предгорьях и низкогорьях Гималаев свидетельствует работа Бора (Bor, 1938), в которой тип леса с явным преобладанием упомянутых семейств назван «Laurus-Melia hilium». В лесу этого же типа чаще встречается, отмеченная и Швейнфуртом, *Altingia excelsa*, менее характерная для «диптерокарпового» варианта тропического дождевого леса. Отметим также, что в пределах Китая, в ю. Юньнани, появляется особый тип названной формации. с преобладанием в первом ярусе громадных *Antiaris toxicaria* и *Pometia tomentosa* (Федоров, 1958).

Более монолитным и, видимо, неподлежащим дальнейшему расчленению, с нашей точки зрения, является тропический вечнозеленый горный лес (в понимании Швейн-

фурта). Леса совершенно такого же флористического состава, как и в Гималаях, мы наблюдали в Юньнани по границе с Бирмой (близ Манши или Луси, у Сымао, Фохая, на горе Давейшань близ Хэкоу). Помимо преобладания в древостое этих лесов представителей *Fagaceae* и *Lauraceae*, надо особо упомянуть действительно очень характерное дерево — *Betula cylindrostachya*. Обилие чисто тропических элементов в подобных лесах вполне позволяет относить их не к умеренному типу растительности, а к тропическому (если не пользоваться достаточно неопределенным и по-разному применяемым термином «субтропический лес»).

В условиях климата влажных вариантов этих лесов вполне возможна культура хинного дерева, а не только чая, который тут в Китае растет в диком виде. Леса эти лежат ниже «линии морозов», которая и в Гималаях, и в Китае проходит на высоте около 1500 м, с колебаниями в ту и другую сторону. И с этой точки зрения правильнее относить вечнозеленый горный лес, расположенный по горному профилю непосредственно над тропическим дождевым лесом, к тропическому типу растительного покрова.

Из дальнейших характеристик Швейнфурта, относящихся к более высоко расположенным тропическим лесным сообществам — так называемым «лесам туманов», видно, что в Гималаях они развиты более пышно, чем, например, в Юньнани. В то время как в Юньнани такие леса сравнительно низкорослые, в Гималаях при том же самом флористическом составе, рост деревьев достигает 30 м. Вероятно, это связано с большей влажностью климата Гималаев, по сравнению с Юньнанью, что в свою очередь зависит от большей высоты Гималайских гор.

Выше было упомянуто, что книга Швейнфурта, по насыщенности фактами и по строгой стандартизации изложения, очень хороша как справочник. С этой точки зрения надо признать очень практичными даваемые им характеристики типов растительности. Очень ценным разделом этих характеристик является номенклатура и синонимия названий сообществ с соответствующими литературными ссылками. Подобный прием, примененный, например, Обревилем (Aubreville, 1949) при описании тропической растительности Африки, ныне все более и более входит в практику ботанико-географических и фитоценологических работ. Вполне ясно, насколько важно знать, чему соответствует тот или иной вновь устанавливаемый тип формаций, при сравнении этой новой геоботанической единицы с ранее предлагавшимися классификационными единицами. Из точно указанной синонимии, приведенной Швейнфуртом, например, очевидно, что «тропический вечнозеленый дождевой лес» этого автора включает и полулистопадные его варианты (в частности, «Semi-deciduous forest», указанный для Северной Бирмы К. Уордом). Таким образом, точка зрения Швейнфурта на объем и границы тропического дождевого леса соответствует понятию «forêt dense Tropicale» или «foret equatoriale» французских авторов. С другой стороны, понятие тропического дождевого леса (Tropical rain forest), в смысле Ричардса (Richards, 1957), является более узким и чисто экологическим.

Особой похвалы заслуживают очень хорошие карты растительности Гималаев, приложенные к труду Швейнфурта. Сравнительно крупный масштаб карт (1 : 2 000 000), большое число «выделов» для различных типов растительности, обозначенных удачно подобранными яркими красками, точность и тщательность в использовании колоссального фактического материала — все это делает данные карты исключительно ценными и совершенно незаменимыми при любой работе по растительности Гималаев. О методе составления этих карт Швейнфурт (Schweinfurth, 1958) опубликовал особую статью, очень полезную для всех, кто занимается картированием растительного покрова.

Большую ценность имеет подробнейшая библиография, сопровождающая книгу. В списке использованной автором литературы указаны не только главнейшие работы по Гималаям, но и все самые незначительные статьи, иногда лишь в слабой степени характеризующие растительный покров. Отметим попутно, книга Швейнфурта показала, что, несмотря на наличие, казалось бы, обширной литературы, имеющей отношение к Гималаям, сколько-нибудь полные и важные сведения содержатся лишь в очень немногих работах, изданных до появления его сводки.

Швейнфурт использовал литературу на многих языках, в том числе и русскую (например, работы О. А. и Б. А. Федченко по Памиру, И. А. Линчевского и А. В. Прозоровского по Афганистану). Однако он, видимо, не располагал книгой А. Н. Краснова (1898), которая содержит столь хорошо известные русскому читателю блестящие очерки растительного мира тропической и субтропической Азии, в том числе и Гималаев. Использовать почти всю имеющуюся литературу по Гималаям Швейнфурту помогли его отличные лингвистические способности. Кроме родного языка (немецкого), он владеет английским, французским, испанским и отчасти русским языком. Все приложенные к книге резюме на этих языках, кроме русского (составленного другим лицом), написаны самим автором книги.

Вся огромная работа, которую выполнил Швейнфурт, составляя свою монументальную сводку по растительности Гималаев, была написана им под девизом, который он выбрал из высказываний английского философа Бэкона Веруламского: «Citius emergit veritas ex errore, quam ex confusione». Это изречение можно передать по-русски словами: «Истина скорее выявляется из ошибок, чем из путаницы». По этому поводу нам хотелось бы сказать, что Швейнфурт, хотя он составил свой труд, так сказать,

заочно, по литературным источникам, ничего не смешал, не перепутал, а если где и ошибся, то ошибки эти, вероятно, весьма небольшие. Следует пожелать, чтобы книга Швейнфурта была переведена на русский язык, что представляется особенно важным в связи с развитием культурных, научных и деловых связей между СССР и Республикой Индией.

Литература

Краснов А. Н. (1898). Чайные округи субтропических областей Азии. II. Китай, Индия и Цейлон, Колхида. — Федоров Ан. А. (1958). Влажнотропические леса Китая. Бот. журн., 10. — Aubreville A. (1949). Climats, forêts et desertification de l'Afrique tropicale. — Bor N. L. (1938). A sketch of the Vegetation of the Aka Hills, Assam. A synecological study. Ind. For. Rec., New Ser., Bot., I, 4; X. — Richards P. W. (1957). The Tropical Rain Forest. — Schweinfurth U. (1958). Über kartographische Darstellungen der Vegetation des Himalaya. Erdkunde, Archiv f. wiss. Geogr., XII.

Ан. А. Федоров.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 IX 1960).

Knut Faegri. Coast plants. Maps of Distribution of Norwegian Vascular plants. Edited by Knut Faegri, Olav Gjaerevoll, Johannes Lid, Rolf Nordhagen, v. 1. Coast Plants. University Press, Oslo, 1960: 1—134, 5 fig., 156 maps. (**Кнут Фэгри.** Прибрежные растения. Атлас распространения сосудистых растений Норвегии. 1960).

Выдающаяся роль скандинавских ботаников в составлении и публикации картографических материалов по географическому распространению растений получила всеобщее признание. Не так давно (Ботанический журнал, 1959, 5) мы отмечали появление превосходного труда Э. Гультена о распространении растений амфи-атлантического типа. В настоящее время появился первый том широко задуманного издания, призванного дать детальное освещение распространения высших растений норвежской флоры. Издание это предпринято четырьмя наиболее авторитетными норвежскими ботаниками с привлечением ряда сотрудников. Автором первого тома, посвященного прибрежным растениям и заключающим данные о распространении 156 видов, является К. Фэгри (Берген) — известный флорист и палинолог, историк флоры.

Перед нами книга крупного формата (32.5×25 см), отпечатанная на хорошей плотной бумаге и оформленная во всех отношениях превосходно. Она открывается краткой вступительной статьей Р. Нордхагена, освещающей историю вопроса об изучении ареалов растений Норвегии, план данного труда, его организацию и исполнение. Затем следует обстоятельный вводный очерк к 1-му тому, написанный К. Фэгри. Автор подчеркивает стремление составителей атласа к предельной точности отображения распространения растений. Возможность этого была обеспечена длительной подготовкой и очень тщательно проведенной собственно составительской работой коллектива ученых. Основой для составления карт ареалов послужили прежде всего гербарные экземпляры растений, сосредоточенные в скандинавских гербариях, во вторую очередь — все надежные литературные указания. Раздельная документация тех и других обеспечивается соответствующими обозначениями (черный кружок — местонахождение, наносимое на основании гербарного экземпляра, белый — по литературным данным). Стремление к точности и детализации отображения ареалов вызвало применение бланковых карт довольно крупного масштаба: составительская работа проводилась на бланках м. 1 : 2 500 000; масштаб публикуемых карт — 1 : 7 000 000.

Однако, обилие накопленных фактических данных о распространении растений приводит к тому, что и такая, относительно крупномасштабная основа оказывается «тесной» для нанесения всех известных местонахождений многих видов (для части видов известно по 2000 местонахождений и более). Поэтому кружки, перекрывая друг друга в местах сосредоточения большого количества известных местонахождений, сливаются и совершенно скрывают основу карты. Общая картина распространения вида, разумеется, остается достаточно ясной, разобраться же в отдельных местонахождениях почти невозможно. К тому же, выявление общей картины достигается применением сплошной тушевки без затемнения деталей основы. В связи с этим возникает вопрос о выборе наиболее рациональных форм изображения ареалов в зависимости от обилия имеющихся данных о распространении растений. Преимущества точечного метода как средства первичной документации данных

о географическом распространении растений сохраняется, конечно, при всех условиях. Но как средство изображения ареалов он, очевидно, предпочтителен лишь при таких степенях сгущения «точек» на карте, при которых каждая из них воспринимается индивидуально. С того времени, как перекрытие «точками» друг друга из-за их обилия становится массовым, этот метод теряет свои преимущества: он уже не дает возможности передать все известные детали ареала вида, и даже маскирует некоторые из них, которые могут выявляться при тщательном изображении ареала с помощью тушевки. Констатируя это, мы далеки от мысли упрекать составителей атласа в том, что они применяли точечный метод и в тех случаях, когда он уже не является оптимальным; в пользу его применения говорит и сохранение полного единообразия в оформлении всех карт атласа, и соответствие метода стремлению составителей воздерживаться на картах от обобщений, которые могут восприниматься не только как отражение известных фактов, но и индивидуальных взглядов составителя. Но, приветствуя карты в том оформлении, в каком они нам представлены, мы не можем не задуматься над вопросом — что и когда именно в наибольшей степени соответствует задаче отображения с возможной полнотой и показательностью распространения растений в хорошо изученной стране или области; и в какой мере оправдывается очень трудоемкая работа по нанесению массы взаимно перекрывающих точек на карту в тех случаях, когда обобщенное изображение ареала (или той его части, для которой имеется избыток конкретных указаний) может явиться не менее, а в отношении некоторых деталей даже более точным.

Местонахождения растений, что безусловно правильно, трактуются авторами атласа строго географически — без попытки отобразить степень обычности вида в том или ином пункте. Размер кружка на карте соответствует примерно 10 км в натуре, что тоже отвечает интересам дела. Основные данные о распространении растений дополняются указаниями о местонахождениях остатков тех же растений в ископаемом состоянии и данными о находках их пыльцы.

Особыми значками показаны местонахождения, фиксируемые приблизительно (из-за недостаточной точности авторских указаний на этикетке или в печатном труде), местонахождения заведомо являющиеся следствием случайного заноса, и, наконец, местонахождения, указывавшиеся в литературе, но признанные недостоверными.

Основную ценность представляют, разумеется, сами карты ареалов. Их в рецензируемом томе 156 (по 3 на 52 таблицах). Кроме них, на двух первых таблицах приведены карты, характеризующие распределение на территории Норвегии некоторых горных пород и главнейшие элементы климата страны (осадки, летние и зимние температуры). Помещение этих карт следует приветствовать. Они дают ботанику некоторое представление об очень важных для него данных, позволяющих лучше ориентироваться в закономерностях распределения растений, карты ареалов которых представляют основу атласа.

Самые карты ареалов представляют не дискуссионный материал. Никакой интерпретации ареалов (в форме обводов, например) на них не дается. Что же касается точности и полноты приведенных фактических данных, то составители, кажется, сделали все, что может требовать самый строгий критик. Не следует забывать и того, что они имели дело с хорошо обработанными материалами по видам обстоятельно изученной в систематическом отношении флоры. Так что и с этой стороны мы имеем дело с данными вполне надежными и современными в полном смысле этого слова.

Осмыслению фактических данных, отражаемых картами, способствует текстовая часть атласа: она заключает, кроме методических пояснений, ряд глав общего характера и аннотации по каждому виду, карта ареала которого публикуется. В этих аннотациях неизменно приводятся следующие данные: справка о первом указании вида для флоры Норвегии; сведения о местонахождениях вида, которые надо считать недостоверными; общая характеристика распространения вида в Норвегии; данные о высотном распространении; характерные местообитания. Заключительная часть каждой аннотации включает комментарии о закономерностях распространения соответствующего вида, соображения об истории его расселения в Норвегии и пр. В отдельных случаях эти комментарии довольно пространны и обстоятельны.

Группа *прибрежных растений* (Coast plants) характеризуется как совокупность видов, распространенных в Норвегии (характер распространения за ее пределами не принимается во внимание) в собственно приморской полосе. Это — не литоральные растения, представляющие особую категорию. В основной массе *прибрежные растения* — наземные, водных форм среди них мало. Как правило, к данной группе относятся виды, трактовавшиеся Блюттом (A. Blytt) как представители атлантического (бергенского) и субатлантического (кристиансзандского) элементов. Но, поскольку соответствующие термины применяются преимущественно в хронологическом смысле (как обозначения определенных отрезков послеледникового времени), использование их для наименования географических элементов флоры нежелательно. В основной массе *прибрежные растения* могут трактоваться как океанический элемент флоры; впрочем, к «субатлантическим» видам, сосредоточенным главным образом в юго-восточных частях норвежского побережья, это понятие не применимо без оговорок.

Анализируя условия, определяющие распространение *прибрежных растений*, автор отмечает связь подавляющей массы видов с грубыми кислыми почвами (торфянистыми или подзолистыми), образовавшимися за счет выветривания или поверх кристаллических пород типа гнейсов, гранитов и пр. Связь распространения *прибрежных растений* с климатическими условиями выявляется особенно отчетливо. И вообще следует подчеркнуть, что *прибрежные растения* в своей совокупности представляют экологически обусловленный тип. Термические условия побережья (мягкость зим, а в горах большая мощность снежного покрова) играют наиболее существенную роль, так как при обилии осадков достаточная обеспеченность влагой — явление почти повсеместное.

В историческом плане *прибрежные растения* не могут рассматриваться как целостный элемент флоры. Пути и время проникновения их в Норвегию, как и ход расселения в ее пределах, могли быть различными. Но связь с определенным комплексом условий среды наложила на их распространение общий отпечаток. Вопросы истории расселения должны разъясняться специальными изысканиями в каждом конкретном случае, без переноса выводов, полученных в отношении определенных растений, на другие, обладающие ныне сходным характером распространения.

Общим для всех *прибрежных растений* является, однако, то, что все они должны рассматриваться в Норвегии как послеледниковые иммигранты. Гипотеза переживания последнего оледенения на месте, на неоледеневавших участках, к данной группе растений не применима.

Просматривая карты и аннотации по отдельным видам, легко убедиться, что за известной однотипностью распространения *прибрежных растений* скрывается многообразие в деталях. Так, намечаются различия, в частности, между видами, распространенными в основном (или всецело) в наиболее теплой летом юго-восточной части Норвегии (*Agrimonia odorata* Mill., *Allium scordoprasum* L., *Campanula trachelium* L., *Carex punctata* Gaud., *Eupatorium cannabinum* L., *Vicia lathyroides* L., *V. cassubica* L. и др.), и растениями, тяготеющими к собственно атлантическому побережью, где при несколько более прохладном лете зимы отличаются предельной мягкостью (*Asplenium adiantum-nigrum* L., *A. marinum* L., *Bromus ramosus* Huds., *Carex binervis* Sm., *Chrysosplenium oppositifolium* L., *Erica cinerea* L., *Vicia orobus* DC. и т. д.). Как нечто общее можно отметить тяготение большинства *прибрежных растений* к относительно южным районам Норвегии. Примерно две трети их не проникают на север дальше 63—64° с. ш., очень многие встречаются только на крайнем юге страны. Напротив, видов специфически северных в составе рассматриваемой группы вообще нет. Не будучи непосредственно связанными с условиями местообитания полосы, вплотную примыкающей к береговой линии, *прибрежные растения* в большинстве своем приурочены к низким, а в немалой части к самым низким уровням, и не поднимаются высоко в горы. Высот порядка 500 м достигает менее трети всех видов, распространение которых было изучено. Только 10 из их числа доходят до высоты 1000 м. Среди них можно отметить *Erica tetralix*, папоротники *Blechnum spicant* и *Dryopteris oreopteris*; часть достигающих указанной высоты видов проявляют себя как типичные антропохоры (например, *Plantago lanceolata*, *Lychnis flos-cuculi*, *Lolium perenne*).

В целом, рассматриваемая книга оставляет очень хорошее впечатление. Норвежские ботаники, и среди них прежде всего К. Фэгри — составитель первого тома, — заслуживают благодарности всех интересующихся распространением растений их страны. Вместе с тем хочется высказать пожелание о скорейшей публикации остальных томов атласа, призванных осветить ареалы других географических элементов флоры Норвегии.

А. И. Толмачев.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 22 IX 1960).

ХРОНИКА

САЯНСКАЯ ЭКСПЕДИЦИЯ 1959 г. БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА АКАДЕМИИ НАУК СССР

С 2 рисунками

В богатой флоре Сибири имеется большое число растений, синтезирующих и накапливающих полезные для человека вещества. Поискам и изучению этих растений, а также выявлению возможностей их практического использования уделяют внимание многие научные учреждения нашей страны. В этой работе принимает участие и Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Отделом растительных ресурсов этого института в послевоенный период было организовано несколько экспедиций и тематических поездок в районы Сибири и Дальнего Востока. К их числу относится и Саянская экспедиция 1959 г., работавшая в южных районах Красноярского края. Целью экспедиции было изучение некоторых лекарственных и таннидоносных растений на месте их произрастания, а также сбор ряда растений в большом количестве для углубленного исследования в химической лаборатории.

Инициатором и научным руководителем экспедиции явился проф. М. М. Ильин, однако по состоянию здоровья он не смог принять участия в полевых работах. Начальником экспедиции был назначен автор этой статьи. В ее состав входили: старший научный сотрудник П. К. Красильников, младшие научные сотрудники Г. А. Денисова и Т. П. Надежина, старший лаборант К. И. Голубева и лаборант Г. Л. Семидел. В распоряжении экспедиции была автомашина ГАЗ-63.

Экспедиция носила маршрутно-стационарный характер. Прибыв на место полевых работ в начале июня, мы создали постоянную базу в г. Минусинске. Базируясь на нее, экспедиция в полном составе совершила три маршрутных поездки (рис. 1).

Первый маршрут — вверх по правому берегу Енисея до предгорий Западных Саян. Затем путь наш проходил вдоль хребтов Западного Саяна до р. Амыл. Отсюда, через населенные пункты Каратузское, Тигрицкое и Восточное экспедиция вернулась в Минусинск. Общая протяженность маршрута составила около 500 км; осуществлен он был за 9 дней. Во время этой поездки экспедиция посетила село Шушенское, где находился в ссылке вождь мирового пролетариата В. И. Ленин (рис. 2).

Небольшой маршрут, занявший всего 2 дня, был проделан к северу от Минусинска по долине р. Туба. Протяженность его равнялась 200 км.

Третий маршрут проходил по степным районам Хакасской автономной области. Выехав из Минусинска, экспедиция переправилась через Енисей и по его левому берегу поднялась вверх почти до выхода реки из гор. От села Новоенисейска мы пересекли степные районы междуречья Енисей—Абакан и, переправившись через р. Абакан, по ее левому берегу, проехав г. Абакан, вернулись в Минусинск. Всего за 5 дней экспедиция проехала около 350 км.

Во время поездок по указанным маршрутам были выявлены места произрастания солодки уральской (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.) и дягиля низбегающего (*Archangelica decurrens* Ldb.), которые были одними из основных объектов исследования экспедиции. Это позволило выбрать места для стационарного исследования указанных растений. Было организовано два стационара, оба в Каратузском районе. Первый стационар, по изучению дягиля низбегающего, организован в предгорьях Западных Саян в дер. Сергеевка. Здесь в течение $1^1/_2$ месяцев работали Г. А. Денисова и К. И. Голубева, а последние 15 дней и П. К. Красильников. Второй стационар, по изучению солодки уральской, был создан южнее первого в лесостепной части Минусинской котловины в дер. Мóлино. В нем более месяца работала Т. П. Надежина. Во время функционирования стационаров, остальные участники экспедиции совершили четвертый маршрут из Минусинска в г. Кызыл. Во время этой поездки были пересечены хребты Западных Саян по Усинскому тракту. Этот маршрут, протяженностью в 1200 км, был проделан за 22 дня. В общей сложности полевой период работы экспедиции продолжался три месяца (с 6 июня по 7 сентября).

Отделом растительных ресурсов БИНа в течение последних лет проводится изучение солодок с целью выяснения возможностей использования их для получения глицирризиновой кислоты. Производные последней в некоторых странах употребляются для лечения адиссоновой болезни и язвы желудка.

Проведенные исследования касались главным образом солодки голой (*Glycyrrhiza glabra* L.). В 1959 г. предполагалось собрать необходимый материал по солодке уральской. Во время экспедиции Т. П. Надежина собрала на стационаре и на маршрутах гербарий растений солодки из разных пунктов, сделала описание растительных группировок, где встречается солодка, зафиксировала материал для анатомических

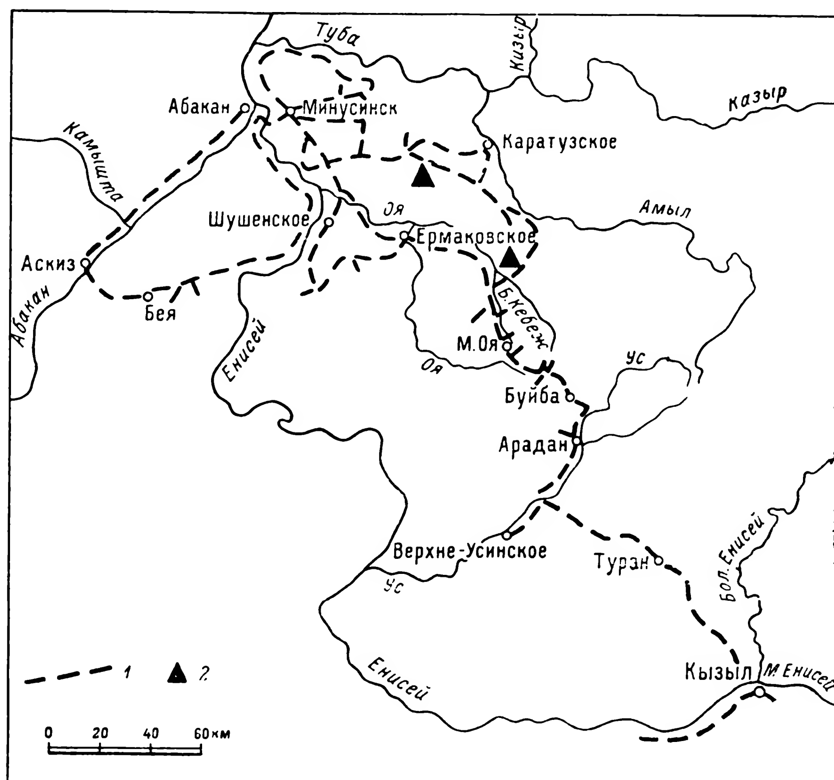


Рис. 1. Схема маршрута Саянской экспедиции 1959 г. Ботанического Института им. В. Л. Комарова АН СССР.

1 — маршрут; *2* — стационары.

и морфологических исследований, зарисовала подземные органы и собрала образцы для химических анализов и семена. Собран также материал, характеризующий запас корней на единицу площади в естественных условиях произрастания и заготовлено 35 кг корней (воздушно-сухой вес) для химического исследования.

В обследованных районах солодка уральская почти не образует самостоятельных группировок. Она, как правило, встречается на южных остепненных склонах или вдоль рек и характерна для степных и лесостепных районов. Промышленные заготовки ее корней в обследованных районах проводить нельзя, так как запасы этого растения в естественных зарослях малы. Многие склоны, некогда занимавшиеся солодкой уральской, сейчас распаханы под поля.

В исследованиях последних лет, проводимых в Отделе растительных ресурсов, довольно большое внимание уделяется производным кумарина. Некоторые из них являются лекарственными веществами, обладающими высокой биологической активностью. К таковым, в частности, относится императорин, излечивающий болезнь кожи «витилиго». В настоящее время намечается возможность использования плодов дягиля низбегающего в качестве одного из источников императорина. В связи с этим в плане работы экспедиции большое место было отведено изучению указанного вида. Г. А. Денисовой собраны данные по продуктивности отдельных органов растения

с единицы площади, а также по выходу эфирного масла и императорина из различных частей растения, в частности из плодов разной степени спелости. На стационаре в дер. Сергеевка К. И. Голубевой проведено 32 анализа по отгонке эфирного масла из разных органов дягиля низбегающего методом Гинзберга. Большое внимание было уделено изучению подземных органов данного вида. П. К. Красильниковым собран материал по морфологии, возрастным изменениям и пространственному распространению корней этого растения. Им же, совместно с Г. А. Денисовой, начат сбор данных для разработки методики определения возраста корней дягиля низбегающего. В 3 км от дер. Сергеевка Денисовой в одной из наиболее густых зарослей этого вида была заложена опытная площадка размером в 300 кв. м, где проводились наблюдения по биологии данного вида, а также изучались отдельные вопросы морфологии надземных и подземных частей растения. Наблюдения на опытном участке были продолжены в 1960 г. Для более



Рис. 2. Участники экспедиции в селе Шушенском у дома, в котором жил во время ссылки Владимир Ильич Ленин.

углубленного исследования заготовлено и передано в химическую лабораторию Отдела по 30 кг плодов и корней дягиля низбегающего.

В плане работ Отдела растительных ресурсов большое место уделено изучению производных тритерпенов, сапогенинов и азуленов с целью выявления возможностей их использования в качестве лечебных препаратов. Во время экспедиции К. И. Голубева с помощью качественных химических реакций исследовала на содержание этих веществ около 100 видов. У некоторых из них искомые вещества обнаружены. Собрана и передана в химическую лабораторию для углубленного исследования на содержание тритерпеновых производных кора *Alnus fruticosa* Rupr. (70 кг) и кора трех видов берез.

В ходе более широкого освоения районов Сибири и Дальнего Востока здесь планируется создание своей дубильно-экстрактовой промышленности. В частности, дубильно-экстрактовый завод создается в Красноярском крае, который должен будет давать промышленные танниды. В качестве сырья для получения таннидов намечено использовать лиственничную и ивовую кору (Никитин, 1958). Во время экспедиции автором статьи были собраны образцы таннидоносных растений для определения процентного содержания в них дубильных веществ и получены данные по их биологии и распространению. Всего собрано 111 образцов, относящихся к 30 видам. Наибольшее количество образцов приходится на ивы, лиственницу, бадан и лабазник. В обследованных районах лиственничные леса встречаются к югу от Ойского хребта. Больших сплошных зарослей других таннидоносных растений нам встретить не удалось.

Во время маршрутных поездок П. К. Красильниковым большое внимание уделялось изучению основных типов лесов и выявлению возможностей их комплексного использования.

Параллельно с указанной выше работой экспедицией был собран общий гербарий (около 2000 листов), заготовлены и привезены в институт для дальнейшего исследования ветви и листья рододендрона даурского (*Rhododendron dahuricum* L.), камедь лиственницы (*Larix sibirica* Ldb.), плоды борщевика (*Heracleum dissectum* Ldb.) и ангелики (*Angelica silvestris* L.), плодовые тела гриба «чага» (*Inonotus obliquus* [Pers.] Pilat) и некоторые другие растительные образцы. Были собраны и загербаризированы отдельные виды растений для готовящейся экспозиции растительности Сибири в Музее Ботанического института и отправлено несколько посылок с живыми растениями в Ботанической сад института.

Все собранные материалы экспедиция доставила в Ленинград, где они сейчас и обрабатываются.

Литература

Никитин Д. В. (1958). Перспективы развития дубильно-экстрактовой промышленности. Легкая промышл., 7.

П. Д. Соколов.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 1 VIII 1960).

VOL. XLVI №1

JANUARY 1961

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U S. S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ